59.06(49.4) g2
cm.

FOR THE PEOPLE
FOR EDVCATION
FOR SCIENCE

LIBRARY
OF
THE AMERICAN MUSEUM
OF
NATURAL HISTORY

REVUE SUISSE

DE

ZOOLOGIE

AMERICAN MUSEUM
OF NATURAL HISTORY

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

PIERRE REVILLIOD
Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

AVEC LA COLLABORATION DE

GASTON MERMOD
Conservateur de zoologie et malacologie

ET

EMILE DOTTRENS
Assistant de zoologie
au Muséum d'Histoire naturelle de Genève

TOME 51

Avec 2 planches

GENÈVE
IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG
—
1944

47-166307-Aug21

TABLE DES MATIÈRES

du Tome 51

Fascicule 1. Février 1944.

Nos — Pages

1. W. Ochsé. Experimentelle und histologische Beiträge zur innern Metamorphose von *Sialis lutaria* L. Mit 20 Textabbildungen 1
2. Dr. H. Güntert. Zur Morphogenese der vordersten Wirbelsäulepartie von *Torpedo ocellata* Rud. Mit 15 Abbildungen im Text 83
3. H. Woker. Die Wirkung der Colchicius auf Furchungsmitosen und Entwicklungsleistungen des *Tubifex*-Eies. Mit Tafel 1, 26 Textabbildungen und 6 Tabellen . . 109

Fascicule 2. Avril 1944.

4. E. Schenkel. *Arachnoidea* aus Timor und China aus den Sammlungen des Basler Museums. Mit 15 Textabbildungen 173
5. G. Burckhardt. *Keratella (Anuraea) serrulata* Ehrbg. Ein Beitrag zur Keratellen-Systematik. 3. Mitteilung über die Fauna spanischer Gebirgsseen. Mit 6 Textabbildungen 207
6. Hans A. Kreis. Beiträge zur Kenntnis parasitischer Nematoden. XI. Neue parasitische Nematoden. Mit 6 Textabbildungen 227
7. J. Carl. K. W. Verhoeffs System der Siphonophoriden, kritisch betrachtet. Mit 4 Textfiguren 253
8. Dr. P.-A. Chappuis. Die Gattung *Mesoniscus* Carl (Crust. Isop.). Mit 10 Textfiguren 267
9. Emile André. Observations sur les Corégones. Avec 1 figure dans le texte 281
10. Hans Räber. Versuche zur Ermittlung des Beuteschemas an einem Hausmarder *(Martes foina)* und einem Iltis *(Putorius putorius)*. Mit 5 Textabbildungen 293

Fascicule 3. Juillet 1944.

11. F. E. Lehmann. Stoff, Struktur und Form in der Embryonalentwicklung der Tiere. Mit 2 Textabbildungen . . 333
12. H. Mislin. Zum Problem der Herzautomatie bei *Helix pomatia* L. Mit 6 Textabbildungen 351
13. Georges Dubois. Un nouveau genre de *Proterodiplostomidae (Trematoda)* et une nouvelle clé de détermination des Diplostomes de Crocodiliens et de Chéloniens. Avec 2 figures dans le texte 356

Nos Pages

14. Fritz Strauss. Die Bedeutung des placentaren Blutbeutels in vergleichender Betrachtung. Mit 1 Texttabelle . . 360
15. Gian Töndury. Zum Feinbau des Chorionepithels der Schweineplacenta. Mit 2 Textabbildungen 369
16. S. Rosin. Über die orthogonale Struktur der Grenzlamelle der Cutis bei Amphibienlarven und ihre Verbreitung bei andern Chordaten. Mit 5 Textabbildungen 376
17. J. Kälin und L. Knüsel. Über die Krallen der Crocodiliden. Mit 6 Textfiguren 382
18. J. Kälin und L. Knüsel. Über die Lokomotion der Crocodiliden 389
19. H. Gloor. Phänokopie einer Letalmutante (crc) von *Drosophila melanogaster*. Mit 3 Textabbildungen 394
20. E. Heitz. Kleinere Beiträge zur Zellenlehre. II. und III. Über die Riesenkerne der Schnecken und Asseln. Der Bau des Spermienkopfes von *Goniodiscus rotundatus*. Mit 5 Textabbildungen 402
21. R. Geigy und A. N. Aboim. Gonadenentwicklung bei *Drosophila* nach frühembryonaler Ausschaltung der Geschlechtszellen. Mit 2 Textabbildungen 410
22. E. Hadorn und H. Graber. Über einen *Drosophila*-Stamm mit veränderten Spermatheken. Mit 2 Textabbildungen und 1 Tabelle 418
23. Max Reiff. Fertilitätstypen bei Selektionsstämmen von *Drosophila melanogaster* und ihr Verhalten bei Kreuzungen. Mit 1 Textabbildung und 3 Tabellen 424
24. M. Fischberg. Veränderungen der Chromosomenzahl bei *Triton alpestris* nach Kältebehandlung der Eier. Mit 1 Textabbildung 430
25. Käthe Schäfer. Zur Diagnose der Eliminationssubstanz bei der Eireifung von Schmetterlingen *(Solenobia)*. (Vorläufige Mitteilung.) Mit 1 Textabbildung 437

Fascicule 4. Décembre 1944.

26. Marko Zalokar. Contribution à l'étude de la régénération du cristallin chez le *Triton*. Avec 38 figures et 12 tableaux dans le texte. 443
27. Adolf Faller. Der Einbau der Herznerven und Kranzgefässäste in die Faserstrukturen des Epicards. Mit 8 Abbildungen im Text 351
28. Martin Luscher. Experimentelle Untersuchungen über die larvale und die imaginale Determination im Ei der Kleidermotte *(Tineola biselliella* Hum.). Mit 126 Textabbildungen und 6 Tabellen 531
29. Lothar Forcart. Monographie der schweizerischen *Vitrinidae (Moll. Pulm.)*. Mit 11 Textfiguren und Tafel 2 . 629

TABLE DES AUTEURS

PAR

ORDRE ALPHABÉTIQUE

Pages

André, Emile. Observations sur les Corégones. Avec 1 figure dans le texte 281

Burckhardt, G. *Keratella (Anuraea) serrulata*E hrbg. Ein Beitrag zur Keratellen-Systematik. 3. Mitteilung über die Fauna spanischer Gebirgsseen. Mit 6 Textabbildungen 207

Carl, J. K. W. Verhoeffs System der Siphonophoriden, kritisch betrachtet. Mit 4 Textfiguren 253

Chappuis, Dr. P.-A. Die Gattung *Mesoniscus* Carl (Crust. Isop.). Mit 10 Textfiguren 267

Dubois, Georges. Un nouveau genre de *Proterodiplostomidae (Trematoda)* et une nouvelle clé de détermination des Diplostomes de Crocodiliens et de Chéloniens. Avec 2 figures dans le texte 356

Faller, Adolf. Der Einbau der Herznerven und Kranzgefässäste in die Faserstrukturen des Epicards. Mit 8 Abbildungen im Text 523

Fischberg, M. Veränderungen der Chromosomenzahl bei *Triton alpestris* nach Kältebehandlung der Eier. Mit 1 Textabbildung 430

Forcart, Lothar. Monographie der schweizerischen *Vitrinidae (Moll. Pulm.)*. Mit 11 Textfiguren und Tafel 2 629

Geigy, R. und Aboim, A. N. Gonadentwicklung bei *Drosophila* nach frühembryonaler Ausschaltung der Geschlechtszellen. Mit 2 Textabbildungen 410

Gloor, H. Phänokopie einer Letalmutante (crc) von *Drosophila melanogaster*. Mit 3 Textabbildungen 394

Güntert, Dr. H. Zur Morphogenese der vordersten Wirbelsäulepartie von *Torpedo ocellata* Rud. Mit 15 Abbildungen im Text 83

Hadorn, E. und Graber, H. Über einen *Drosophila*-Stamm mit veränderten Spermatheken. Mit 2 Textabbildungen und 1 Tabelle 418

Heitz, E. Kleinere Beiträge zur Zellenlehre. II. und III. Über die Riesenkerne der Schnecken und Asseln. Der Bau des Spermienkopfes von *Goniodiscus rotundatus*. Mit 5 Textabbildungen 402

Kälin, J. und Knüsel, L. Über die Krallen der Crocodiliden. Mit 6 Textfiguren 382

Pages

KÄLIN, J. und KNÜSEL, L. Über die Lokomotion der Crocodiliden 389

KREIS, Hans A. Beiträge zur Kenntnis parasitischer Nematoden. XI. Neue parasitische Nematoden. Mit 6 Textabbildungen . 227

LEHMANN, F. E. Stoff, Struktur und Form in der Embryonalentwicklung der Tiere. Mit 2 Textabbildungen 333

LÜSCHER, Martin. Experimentelle Untersuchungen über die larvale und die imaginale Determination im Ei der Kleidermotte (*Tineola biselliella* Hum.). Mit 126 Textabbildungen und 6 Tabellen 531

MISLIN, H. Zum Problem der Herzautomatie bei *Helix pomatia* L. Mit 6 Textabbildungen 351

OCHSÉ, W. Experimentelle und histologische Beiträge zur innern Metamorphose von *Sialis lutaria* L. Mit 20 Textabbildungen 1

RÄBER, Hans. Versuche zur Ermittlung des Beuteschemas an einem Hausmarder *(Martes foina)* und einem Iltis *(Putorius putorius)*. Mit 5 Textabbildungen 293

REIFF, Max. Fertilitätstypen bei Selektionsstämmen von *Drosophila melanogaster* und ihr Verhalten bei Kreuzungen. Mit 1 Textabbildung und 3 Tabellen 424

ROSIN, S. Über die orthogonale Struktur der Grenzlamelle der Cutis bei Amphibienlarven und ihre Verbreitung bei andern Chordaten. Mit 5 Textabbildungen 376

SCHÄFFER, Käthe. Zur Diagnose der Eliminationssubstanz bei der Eireifung von Schmetterlingen *(Solenobia)*. (Vorläufige Mitteilung.) Mit 1 Textabbildung 437

SCHENKEL, E. *Arachnoidea* aus Timor und China aus den Sammlungen des Basler Museums. Mit 15 Textabbildungen . . . 173

STRAUSS, Fritz. Die Bedeutung des placentaren Blutbeutels in vergleichender Betrachtung. Mit 1 Texttabelle 360

TÖNDURY, Gian. Zum Feinbau des Chorionepithels der Schweineplacenta. Mit 2 Textabbildungen 369

WOKER, H. Die Wirkung der Colchicius auf Furchungsmitosen und Entwicklungsleistungen des *Tubifex*-Eies. Mit Tafel 1, 26 Textabbildungen und 6 Tabellen 109

ZALOKAR, Marko. Contribution à l'étude de la régénération du cristallin chez le *Triton*. Avec 38 figures et 12 tableaux dans le texte 443

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE 1
Tome 51, nº 1. — Février 1944.

Experimentelle und histologische Beiträge zur innern Metamorphose von *Sialis lutaria* L.

von

W. OCHSÉ

Mit 20 Textabbildungen.

INHALTSVERZEICHNIS.

Seite

Einleitung 2

Material und Technik 6

I. *Beeinflussung der Metamorphose durch äussere Faktoren:*

1. Der Entwicklungszyklus von *Sialis lutaria* L. 7
2. Die experimentelle Beeinflussung des Metamorphosebeginns 8

II. *Morphologisch-histologischer Teil:*

1. Die von aussen beobachtbaren Metamorphosevorgänge 16
2. Ueberblick über den Feinbau der Tracheenkiemen und des Lateralwulstes und ihre Veränderungen während der Metamorphose 20
3. Histologie des Kiemenabbaus:
   - *a*) Hypodermis und Cuticula 33
   - *b*) Die Tracheen des Lateralwulstes und der Kiemen 45
   - *c*) Der Kiemennerv 51
   - *d*) Die Muskeln des Lateralwulstes und der Kiemen 51
   - *e*) Die Oenocyten 60
   - *f*) Der Fettkörper 61
4. Der Schwanzfaden 61

III. *Die inneren Faktoren der Verpuppung:*

1. Schnürungen von *Sialis*-Larven und -Puppen 63

Seite

2. Exstirpation und Transplantation von Ganglien des Bauchmarkes 65
3. Parabiotische Larven 69
   a) Verschmelzung zweitjähriger Larven vor Metamorphosebeginn 70
   b) Verschmelzung einer Larve nach Metamorphosebeginn mit einer solchen vor Metamorphosebeginn 72

Zusammenfassung 76

Literaturverzeichnis 79

EINLEITUNG.

Im Laufe der letzten hundert Jahre wurden verschiedene Versuche unternommen, die Metamorphosetypen der Insekten in Systemen zu ordnen. Diese Systeme waren verschieden je nach den jeweils im Vordergrunde stehenden Ansichten und Kenntnissen (Versuche von Burmeister 1832-1855, Henneguy 1904, Heymons 1907, Handlirsch 1928 und andern).

Nach Weber 1933, der sich im wesentlichen an Handlirsch 1928 anlehnt, werden zwei Haupttypen unterschieden: Die Heterometabola und die Holometabola. Bei den ersteren entwickeln sich die imaginalen Merkmale allmählich und werden von Häutung zu Häutung deutlicher, bei den letzteren sind die imaginalen Anlagen in einem aus dem Ei entstandenen Larvenkörper geborgen und entwickeln sich dort in wesentlich langsamerem Tempo. Typisch für alle Holometabola ist das Auftreten eines präimaginalen Puppenstadiums, in welchem sich die Hauptperiode imaginaler Entwicklung zusammendrängt. Weber bezeichnet alle postembryonalen Entwicklungsgänge der Insekten als Metamorphose, da bei ihnen kleinere Abänderungen niemals fehlen. Dieser Einteilung liegen also äussere, morphologische Merkmale zu Grunde.

Die Vermengung der Begriffe, speziell desjenigen der Metamorphose, führte Geigy (1941) und Geigy und Portmann (1941) dazu, einen neuen Versuch zu unternehmen, die tierischen Entwicklungsgänge zu ordnen, und zwar auf morphologisch-embryologischer Grundlage, womit die Begriffe der Metamorphose und

der Larve enger gefasst werden konnten. Es wurden zwei Haupttypen tierischer Ontogenesen unterschieden, die direkte und die indirekte Entwicklung. Bei der direkten Entwicklung entsteht aus dem Jungtier ohne Umwandlung allmählich das Adulttier, bei der indirekten Entwicklung schieben sich zwischen das Embryonalstadium und das Adulttier ein oder mehrere Larvenstadien ein. Diese Larvenstadien sind dadurch charakterisiert, dass in ihnen drei verschiedene Komponenten festgestellt werden können, die den Larvenkörper mosaikartig zusammensetzen:

1. Larvale Bildungen, die einzelne Organe und ganze Körperteile (die sogenannten Larvenorgane) aufbauen können. Diese werden in der Metamorphose durch Histolyse abgebaut. Es sind transitorische Organe, die dem Adulttier fehlen.
2. Adulte, resp. für Insekten imaginale Bildungen, die in der Larvenperiode im embryonalen Zustand verharren und erst während der Metamorphose entwickelt und ausdifferenziert werden. Sie können aber in der Larve zum Teil schon histologisch als solche erkannt werden. Sie bilden die sogenannten Imaginalanlagen.
3. Larvo-adulte, für Insekten larvo-imaginale Bildungen, Körperteile der Larve, die sich während der Metamorphose überhaupt nicht verändern, oder nach Ueberwinden einer „strukturellen Krise" (Kernpyknosen, Ausstossen von Plasma) vom adulten Organismus übernommen werden.

Im Anschluss an diese Betrachtungsweise werden in dieser Arbeit die Begriffe „larval", „larvo-imaginal" und „imaginal" ohne weitere Erklärung angewandt werden.

Das grundlegende Merkmal der indirekten Entwicklung ist also das Auftreten eines oder mehrerer Stadien mit transitorischen, larvalen Bildungen, und nur für diesen Fall soll der Begriff der Metamorphose gebraucht werden.

Wenn wir von diesem Standpunkt aus die Entwicklungsgänge der Insekten betrachten, so können wir bei den Holometabola der Weber'schen Einteilung ohne Weiteres von indirekter Entwicklung

sprechen, da ihre Larven durchwegs äusserlich erkennbare larvale Bildungen besitzen.

Die im Wasser lebenden Larven der bei den Heterometabola eingeteilten Hemimetabola (Odonaten und Plecopteren) und Prometabola (Ephemeriden) besitzen abdominale Kiemenanhänge. Bei den Odonaten tritt ausserdem noch eine aus dem Labium gebildete Fangmaske auf. Sowohl Abdominalkiemen wie auch Fangmasken werden bei der Häutung zur Imago abgebaut und sind folglich echte larvale Bildungen.

Die Entwicklung dieser Formen ist also auch indirekt.

Die Entwicklung der übrigen, bei den Heterometabola eingeteilten Gruppen scheint direkt, also auch ohne Larvenformen und Metamorphose zu verlaufen, doch fehlen dort noch genaue histologische Untersuchungen.

Bei den Insekten mit indirekter Entwicklung ist das die Larven aufbauende Mosaik sehr verschieden zusammengesetzt. Die verschiedenen Komponenten können nur durch genaue morphologische und histologische Untersuchungen vor, während und nach der Metamorphose erkannt werden. Je grösser der Anteil der larvalen Organe am Aufbau des Larvenkörpers ist, desto tiefergreifend sind die Vorgänge, die sich während der Metamorphose im Innern der Tiere abspielen.

Nach den heutigen Kenntnissen besteht z. B. der Körper der gut untersuchten Fliegenlarven fast vollständig aus der larvalen Komponente (Pérez 1910, Robertson 1936), derjenige der nur teilweise untersuchten Odonaten (Munscheid 1933) fast vollständig aus der larvo-imaginalen.

Die bisherigen experimentellen und histologischen Untersuchungen beschränken sich fast ausschliesslich auf die Formen mit überwiegend larvalem Anteil beim Aufbau des Larvenkörpers, also Formen mit tiefgreifender Metamorphose: *Diptera*, *Lepidoptera*, *Hymenoptera* und auf wenige *Coleoptera*. Die dabei gewonnenen Resultate sind ausserordentlich vielfältig.

Es war deshalb wünschenswert einmal eine holometabole Insektenform, von der man schon auf Grund morphologischer Beobachtungen annehmen musste, dass sie sich durch wenig tiefgreifende Metamorphose auszeichnet, histologisch und experimentell zu bearbeiten.

Für solche Untersuchungen erwies sich die Schlammflorfliege,

Sialis lutaria L. (*Megaloptera*, *Neuropteroidea*) als gut geeignet, nachdem in den letzten Jahren ihre Biologie und Oekologie eine ausgiebige Bearbeitung erfahren hatte.

1935 erschien die grundlegende Arbeit von Du Bois und Geigy über Oekologie, Fortpflanzungsbiologie und Metamorphose von *Sialis lutaria* L. In dieser Arbeit findet der Lebenszyklus von *Sialis* anhand von Freiluft- und Laboratoriumsbeobachtungen eine sehr genaue Bearbeitung, und zum ersten Mal wird die Zahl der Larvenhäutungen während der zweijährigen Larvenperiode genau festgestellt. Es wird dort auch die gesamte frühere *Sialis*-Literatur angeführt, sodass sich hier eine Wiederholung erübrigt.

In einer weiteren Arbeit veröffentlichen dieselben Autoren (1935) sinnesphysiologische Beobachtungen über die Begattung von *Sialis*.

In einer zweimal publizierten Arbeit (1937 und 1941) bestätigt Seitz die Ergebnisse von Du Bois und Geigy weitgehend und ergänzt sie noch in einigen Punkten. Er versucht auch die Homologie der Abdominalkiemen der Larven mit Abdominalextremitäten zu beweisen. Die von ihm vertretene Ansicht wird bei der Besprechung der Kiemenmuskulatur (S. 59) diskutiert werden.

1937 beschreibt Geigy den genauen Verlauf der Umwandlung der Larve zur Puppe und entdeckt, dass die Zeit, die die Larven zum Heranreifen zur Metamorphose benötigen, durch Umweltsfaktoren beeinflusst werden kann.

Die 1938 erschienene Arbeit von Du Bois beschäftigt sich mit der Embryonalentwicklung und der Determination der Keimbezirke bei *Sialis*.

Weitere biologische und systematische Angaben befinden sich in der Bearbeitung der Neuropteren in der Umgebung von Basel von Eglin (1940).

Zuletzt sei noch die Arbeit von Röber (1941) über die Morphologie des Kopfes und des Vorderdarms der Larve und Imago von *Sialis* erwähnt. Er stellt die grosse Konstanz der Kopfmuskulatur in der Larve und der Imago fest. Einzig die Vorderdarmmuskulatur ist während der Metamorphose der Histolyse unterworfen, doch wird dies nicht histologisch belegt. Demnach überwiegt im Kopf (der in der vorliegenden Arbeit keine weitere Bearbeitung findet) die larvo-imaginale Komponente.

1940 erschienen, als Vorpublikation zu dieser Arbeit, von Geigy und Ochsé die ersten Ergebnisse über die innern Faktoren der Verpuppung, Schnürungsversuche an *Sialis*-Larven, die im Teil III dieser Arbeit kurz zusammengefasst werden.

Es ist mir eine Freude, auch an dieser Stelle meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. R. Geigy, für die Anregung zu dieser Arbeit, für die umsichtige Leitung der Untersuchungen sowie für

die stete Unterstützung, die er mir bei der Beschaffung der Untersuchungstiere und der Bearbeitung des Materials jederzeit zuteil werden liess, herzlichst zu danken.

MATERIAL UND TECHNIK.

Sämtliche hier untersuchten Tiere wurden am Ostufer des Sempachersees, zwischen Eich und Sempach, gefangen. Mit einer Dredsche wurde Seeschlamm aus 10—20 m Tiefe, meist aus der Zone der Seehalde, an die Oberfläche gebracht und in ein Drahtsieb gegossen, aus welchem der Schlamm leicht abgeschwemmt werden konnte. Im Sieb blieben neben verschiedenen Kleinorganismen und Detritus vor allem die *Sialis*-Larven zurück. Mit dieser Methode konnten bis zu 40 Larven in einem Dredschenzug, aus ca. 1 40 m^3 Oberflächenschlamm, gewonnen werden.

Die Larven wurden sobald wie möglich im Laboratorium einzeln in Kristallisierschalen von 5½ cm Durchmesser gebracht und einzeln protokolliert. Infolge des Kannibalismus, der trotz reichlicher Nahrung immer wieder auftrat, war es nicht möglich, mehrere Larven zusammen in einem Glas zu halten.

Die Schalen wurden zweimal wöchentlich gründlich gereinigt und mit neuem Wasser versehen. Einmal in der Woche erhielten die Larven reichlich *Tubifex*. Die Zuchtgläser standen, sofern nichts Anderes vermerkt wird, offen im Laboratorium bei 15—20°.

Nach begonnener Metamorphose wurden die Tiere auf angefeuchtete Watte gebracht, in der sie sich meist sofort eingruben und sich eine kleine Höhlung machten. In dieser blieben sie, sofern sie nicht gestört wurden, bis zum Schlüpfen der Imago.

Bei längerem Aufenthalt gingen oft Tiere ein, teilweise an den Folgen abnormaler Häutungen, teilweise aus unbekannten Gründen. Dass aber im allgemeinen die Aufzuchtbedingungen als günstig bezeichnet werden dürfen, zeigt der Umstand, dass in manchen Fällen nach einjährigem Aufenthalt im Laboratorium eine normal ablaufende Metamorphose erfolgte.

Die im folgenden verschiedentlich angeführten Längenmasse der Larven beziehen sich immer auf den Abstand von der Kopfspitze bis zum After. Der Schwanzfaden, der in seiner Länge beträchtlich schwankt und oft teilweise abgebrochen ist, wurde also nicht berücksichtigt.

Die Tiere, die zu histologischen Untersuchungen verwendet wurden, wurden in den Fixierflüssigkeiten nach Duboscq-Brasil oder nach Petrunkewitsch bei 40° fixiert, die sich beide gleich gut eigneten. Die Cuticula wurde in der Fixierungsflüssigkeit angeschnitten, um ein gutes Eindringen zu ermöglichen. Die Objekte wurden über absoluten Alkohol, Xylol I und II in Paraffin I und II gebracht und im Paraffin II, dem

etwas Bienenwachs zugemischt war, eingebettet. Sie wurden in Schnittserien von meist 6 μ Dicke zerlegt. Als günstigste Färbung erwies sich für alle Stadien Delafield's Hämatoxylin-Eosin. In einzelnen Fällen benutzte ich auch Azan-Färbung oder Hämalaun-Pikroindigokarmin, ohne aber gleich gute Resultate zu erhalten wie nach der erstgenannten Methode.

Die Mikrophotographien wurden mit einer Leica-Spezialeinrichtung aufgenommen, die mir von Herrn Prof. Geigy zur Verfügung gestellt wurde. Die histologischen Zeichnungen wurden nach Mikrophotographien oder mit Hilfe eines Abbeschen Zeichnungsapparates hergestellt. Sämtliche Photographien der Larven und Puppen wurden in Aethernarkose mit der Leica-Einrichtung der Zoologischen Anstalt gemacht.

Die im experimentellen Teil angewandten Operationsmethoden werden im Teil III dieser Arbeit besprochen.

I. BEEINFLUSSUNG DER METAMORPHOSE DURCH ÄUSSERE FAKTOREN.

1. Der Entwicklungszyklus von Sialis lutaria L.

Nach der im Mai erfolgenden Eiablage an über dem Wasser gelegenen Gegenständen fallen die Junglarven von *Sialis* ins Wasser, wo sie sich im Verlauf des ersten Lebensjahres sieben Mal häuten und eine Länge von ca. 12 mm erreichen. Im zweiten Jahr häuten sie sich noch zwei Mal, das letzte Mal in unserem Gebiet ca. im September. Ihre Länge beträgt nun bei den männlichen Larven 16—19 mm, bei den weiblichen 18—23 mm. In diesem letzten Larvenstadium verweilen sie sieben bis acht Monate bis zum Beginn der Metamorphose im kommenden Frühling.

Während dieser Entwicklungszeit wandern die Larven: Die in Ufernähe ins Wasser gelangten Junglarven begeben sich im ersten Jahr allmählich in die Tiefe, wo sie 10—18 m unter dem Wasserspiegel im feinen Seeschlamm leben. Unmittelbar vor Beginn der Metamorphose, im Frühling des zweiten Jahres, wandern die metamorphosereifen Larven wieder ans Ufer zurück. Die Metamorphosevorgänge beginnen bereits am Ende der Wanderung. Die Larven kriechen ans Land und graben sich im lockern Ufersand ein. Die zehnte Häutung (Puppenhäutung) erfolgt in einer als Puppenwiege (Seitz) bezeichneten Höhlung. Die Pupa libera häutet sich nach 5—10 Tagen zur Imago.

1937 machte Geigy die Feststellung, dass Larven des letzten,

zehnten Stadiums viel früher zur Metamorphose gezwungen werden können, wenn sie aus dem See ins Laboratorium gebracht werden. So gelang es, Imagines anstatt im April—Mai des kommenden Jahres schon ab Mitte November des Vorjahres zu erhalten.

Somit war in *Sialis* ein Insekt gefunden, das sich für experimentelle und histologische Untersuchungen über die Metamorphose ganz hervorragend eignen musste, da es möglich ist, Versuchstiere in beliebiger Zahl von Mitte November bis Ende April zur Umwandlung zu bringen.

2. Die experimentelle Beeinflussung des Metamorphosebeginns.

Geigy stellte fest, dass eine Abhängigkeit besteht zwischen dem Zeitpunkt des Einholens der Larve ins Laboratorium und der Dauer, die sie bis zum Metamorphosebeginn benötigt („Periode des Heranreifens zur Metamorphosebereitschaft"). Nicht beeinflussbar war der zeitliche Ablauf der Metamorphosevorgänge selbst. Die im Laboratorium benötigten Zeiten zum Heranreifen zur Metamorphosebereitschaft wurden immer kürzer, je später die Larven gefangen wurden (Tabelle 1, *a*). Er schloss daraus, dass durch die Wärmeeinwirkung wohl die Zeit des Heranreifens, nicht aber der Ablauf der Metamorphose selbst gekürzt werden könne. Er sprach auch die Vermutung aus, dass es eventuell möglich sei, die Gesamtentwicklung noch weiter, vielleicht auf ein Jahr, zu verkürzen, wenn die Larven schon vom ersten Herbst an in erhöhter Temperatur gehalten würden.

Leider war es mir der Zeitumstände wegen nicht möglich, das Larvenmaterial von der gleichen Fundstelle zu holen wie Geigy (aus einem Bewässerungsgraben mit meist sehr langsam fliessendem Wasser bei Neuweg, im Elsass).

Die Imagines von Neuweg und vom Sempachersee lassen sich nicht unterscheiden, wohl aber die Larven: Der Thorax der Larven von Neuweg ist dorsal braun pigmentiert, derjenige der Larven vom Sempachersee ist unpigmentiert. Irgendwelche weitere morphologische Unterschiede konnten nicht festgestellt werden. Eine beträchtliche Differenz besteht dagegen im zeitlichen Verhalten vor der Metamorphose (Tabelle 1).

Mit den Angaben von Geigy kann nur die Zeitspanne vom Ein-

bringen der Tiere bis zum Beginn der Metamorphose verglichen werden, da viele meiner Tiere kurz vor oder bei Beginn der Metamorphose zu den im dritten Teil dieser Arbeit besprochenen experimentellen Untersuchungen verwendet wurden und deren Umwandlung folglich gestört war. Die Dauer der Metamorphose selbst, vom Beginn der ersten, äusserlich erkennbaren Abbauvorgänge bis zum Schlüpfen der Imago beträgt 10—20 Tage und konnte nicht beeinflusst werden. Die Mehrzahl der Imagines schlüpft nach 12—16 Tagen.

TABELLE 1.

Periode des Heranreifens zur Metamorphosebereitschaft.

Serie	Fangdatum	Erste Metamorphoseanzeichen			Anzahl der Tiere
		1. Larve	Mehrzahl d. Larven	Letzte Larve	
a) *Verhalten der Tiere von Neuweg (Elsass)* (GEIGY 1937, Tab. 2):					
I	19.11.34	22 Tage	23 Tage	33 Tage	26
II	4.12.34	21 »	24-25 »	26 »	26
III	2. 2.35	8 »	15-17 »	27 »	67
b) *Verhalten der Tiere aus dem Sempachersee:*					
8	6.10.40	24 Tage	25-29 Tage	54 Tage	50
1	2.12.39	12 »	13-15 »	24 »	25
2	29.12.39	13 »	14-17 »	30 »	79
3	6. 1.40	9 »	10-11 »	13 »	78
4	14.-15. 3.40	6 »	6- 7 »	9 »	71
4 *a* *	(21. 3.40)	5 »	5- 7 »	10 »	12
4 *b* *	(29. 3.40)	4 »	4- 7 »	10 »	23
4 *c* *	(8. 4.40)	2 »	4- 6 »	9 »	56

* Die Tiere der Serien 4 *a*, *b* und *c* wurden am 14.-15.3.gefangen und nachher bis zum angegebenen Datum (Versuchsbeginn) im Eisschrank bei 0—4° C gehalten.

Aus diesen Zahlen ergibt sich, dass die zur Heranreifungsperiode benötigte Zeitspanne bei den Tieren von Neuweg und vom Sempachersee nicht gleich ist. Am besten können hierbei Fang II von GEIGY mit meinem Fang 1 verglichen werden:

Neuweg . . .	Fangdatum:	4.12.34	mittlere Dauer:	24/25 Tage
Sempachersee.	„	2.12.39	„ „	13/15 „

Die Zeit zum Heranreifen zur Metamorphose ist bei den Seetieren, die am 2. Dezember gefangen wurden, ungefähr gleich lang wie bei Tieren, die am 2. Februar, also zwei Monate später im Bach gefangen wurden.

Die Ursachen, die zu so grossen Differenzen im Entwicklungsstand führen, konnten nicht ermittelt werden. Das natürliche Milieu der Tiere von Neuweg ist in mancher Hinsicht verschieden von dem der Seetiere. Die ersteren leben ungefähr unter Atmosphärendruck in Wasser, das sich im Sommer ziemlich hoch erwärmt (Messungen fehlen, doch dürften die Temperaturen im Sommer bis gegen 25° steigen), im Winter sich bis nahe an den Nullpunkt abkühlt. Die Seetiere leben unter einem Druck von 2—3 Atmosphären in Wasser von nur geringen Temperaturschwankungen (ca. 4—9°).

Auffallend gross ist auch die Zeitdifferenz zwischen den Fängen 2 und 3 vom Sempachersee. Die Tiere wurden am genau gleichen Ort gefangen und unter gleichen Bedingungen gehalten.

Die von Geigy beobachtete Abnahme der Zeit zum Heranreifen zur Metamorphose im Verlaufe des Winters bestätigt sich auch bei den Seetieren, nur sind die Werte kleiner. Da die Differenzen in den Resultaten von Geigy und mir nicht erklärt werden konnten, ebenso wenig wie gewisse Unregelmässigkeiten zwischen einzelnen Fängen, wurden eventuelle Umweltseinflüsse noch genauer untersucht.

a) Nahrungsmenge: Bei der Serie 2 (Fangdatum 29.12.39) wurden bei gleichen Aussenbedingungen die eine Hälfte der Tiere vom Einbringen an ohne jegliche Nahrung gehalten, die andere Hälfte übermässig gefüttert. Es konnte aber keinerlei Einfluss auf den Beginn der Metamorphose festgestellt werden.

b) Temperatur: Larven, die im Thermostaten bei 25° gehalten wurden, traten gleichzeitig mit denjenigen in Metamorphose, die im Zimmer bei 17—20° lebten. Erst unterhalb 16° trat eine Verlängerung der Larvenzeit ein.

Durch ganz niedere Temperaturen (0—4°, im Eisschrank) konnte der Metamorphosebeginn über die normale Zeit hinausgeschoben werden. Die Zeit zum Heranreifen zur Metamorphose verkürzte sich gleich wie bei den Seetieren (Tabelle 1, Serie 4 *a*—*c*). Im Mai und Juni starben aber die meisten dieser Tiere ohne Meta-

morphoseanzeichen. Wurden solche verspätete Larven ins Zimmer gebracht, so begannen sie wohl die Umwandlung, konnten sie aber nie bis zur Puppe fortführen, sondern gingen mit mehr oder weniger weit fortgeschrittener Kiemenretraktion ein.

Die beobachteten Differenzen können also weder durch Differenzen in der Nahrungsmenge, noch durch solche der Temperatur erklärt werden.

Weiter wurde geprüft, ob die gesamte Larvenperiode dadurch verkürzt werden könne, dass die Larven schon im Laufe des Sommers oder sogar im Winter ihres ersten Lebensjahres in die Wärmezucht genommen werden. Hierfür wurden folgende Tiere benützt:

Serie	Fangdatum	Vermutliches Larvenstadium (nach Du Bois u. Geigy)	Anzahl der der Tiere bei Versuchsbeginn
1	2.12.39	6	7
4	14. 3.40	7-8	22
5	14. 4.40	8	10
6	7. 5.40	8	110
7	29. 6.40	8-9	222
8	6.10.40	10	150

Gleichzeitig damit konnte das zeitliche Auftreten der Häutungen und die Konstanz der von Du Bois und Geigy angegebenen Häutungszahlen für das zweite Larvenjahr überprüft werden. Hierfür wurden die Tiere der Serie 7 verwendet.

Das Auftreten der Häutungen in sämtlichen Zuchten.

Es können zwei Haupthäutungszeiten festgestellt werden, die eine anfangs Juli, die andere im September und Oktober. Die diesbezüglichen Angaben bei Du Bois und Geigy sind:

8. Häutung im Juni,
9. Häutung im September.

Diese Daten können also bestätigt werden.

Ausserdem wurde beobachtet, dass in den dem Fang folgenden Tagen die Zahl der sich häutenden Tiere speziell gross ist. Es dürften zum Teil überzählige, zum Teil aber auch normale Häutungen sein, welche durch den plötzlichen Milieuwechsel ausgelöst werden.

Du Bois und Geigy vermuten, dass ein Variieren der Häutungszahl innerhalb gewisser Grenzen möglich sei. Serie 7 zeigt, dass die Differenzen recht gross werden können.

Das Auftreten der Häutungen und des Metamorphosebeginns in Serie 7.

60 Tiere, die mit der Metamorphose begannen, häuteten sich vorher 0—3 Mal. Ausser den vor Tabelle 2 zusammengestellten Varianten trat noch ein Tier auf, das sich sogar vier Mal häutete. Zu diesem Fall ist zu bemerken, dass diese Larve beim Einbringen eine Länge von 6 mm hatte, sodass sie als eindeutig erstjährig angesprochen wurde. Ausser der Längenmessung stehen keine sicheren Anzeichen zur Unterscheidung der erst- und zweitjährigen Larven zur Verfügung. Wenn auch die Längenangaben für die einzelnen Stadien in einem noch bedeutend grösseren Masse schwanken als bei Du Bois und Geigy angegeben wird, so ist doch nicht anzunehmen, dass ein Tier, welches Ende Juni nur 6 mm lang ist, zweitjährig sei. Es handelt sich also hier mit ziemlicher Sicherheit um einen Fall einer Entwicklungsdauer von nur acht Monaten. Die Larve hatte beim Metamorphosebeginn eine Länge von 11 mm. Die Imago, ein Weibchen, war normal, aber klein.

Es ist dies der einzige und offenbar sehr seltene Fall, der eine Metamorphose nach einer Larvenzeit von weniger als einem Jahr wahrscheinlich macht. In allen übrigen Fällen ging die Entwicklung sicher zwölf Monate länger.

Es ist ausserordentlich auffällig, dass die Tiere aller Aufzuchtversuche ihre Metamorphose ungefähr miteinander, von der zweiten Novemberhälfte an bis im Februar, begannen. Die Konstanz des zeitlichen Metamorphosebeginns lässt sich ebenfalls anhand der Resultate der Serie 7 erkennen. Trotz verschiedenen Verhaltens in Bezug auf die Häutungszahl und die Häutungstermine differiert der mittlere Metamorphosebeginn nur sehr wenig. Es traten folgende Varianten auf (Tabelle 2):

1. Metamorphosebeginn ohne vorherige Häutung: 7 Tiere.
2. Metamorphose nach einer Häutung:
   a) erwartungsgemäss im September oder Oktober (später als 60 Tage nach dem Einbringen): 26 Tiere;
   b) wider Erwarten früh, im Juli oder August: 8 Tiere.

3. Tiere mit zwei Häutungen zwischen Fang und Metamorphosebeginn:
   a) Verlauf erwartungsgemäss:
   erste Häutung sofort nach dem Einbringen,
   zweite Häutung im September-Oktober: 8 Tiere;
   b) Erste Häutung wider Erwarten spät (später als 30 Tage nach dem Einbringen): 8 Tiere.
4. Tiere mit drei Häutungen: 3 Tiere.

TABELLE 2.

Mittlere Dauer in Tagen, vom Datum des Einbringens (29.6.40) bis zum Beginn der Metamorphose, resp. der Häutungen.
(Nur zweitjährige Larven.)

Variante	1. Häutung	2. Häutung	3. Häutung	Metamorphosebeginn
	Tage nach dem Einbringen			
1	—	—	—	194
2 *a*	98	—	—	191
b	18	—	—	185
3 *a*	5	89	—	196
b	71	102	—	188
4	4	72	141	196

Während also die Anzahl der Häutungen und deren zeitliches Auftreten stark variiert, bleibt der Zeitpunkt des Metamorphosebeginns auffallend konstant. Bei der Mehrzahl der Tiere traten aber auch die Häutungen zeitlich und numerisch erwartungsgemäss auf (Variante 2 *a* und 3 *a*). Durch die Zucht im Laboratorium wird nur die Periode zwischen der letzten Häutung und dem Metamorphosebeginn deutlich beeinflusst. Sämtliche Larven begannen die Metamorphose sechs bis vier Monate früher als die gleich alten Tiere im See. Der Metamorphosebeginn erfolgte bei allen Aufzuchtserien gleichzeitig, unabhängig von der Dauer des Aufenthaltes im Laboratorium, im Mittel drei Monate nach der letzten Häutung.

Ein Tier begann die Metamorphose ziemlich sicher schon nach einem Jahr. Verschiedene Larven, die ihrer Grösse nach eindeutig zweitjährig waren, begannen die Metamorphose nicht, doch gingen

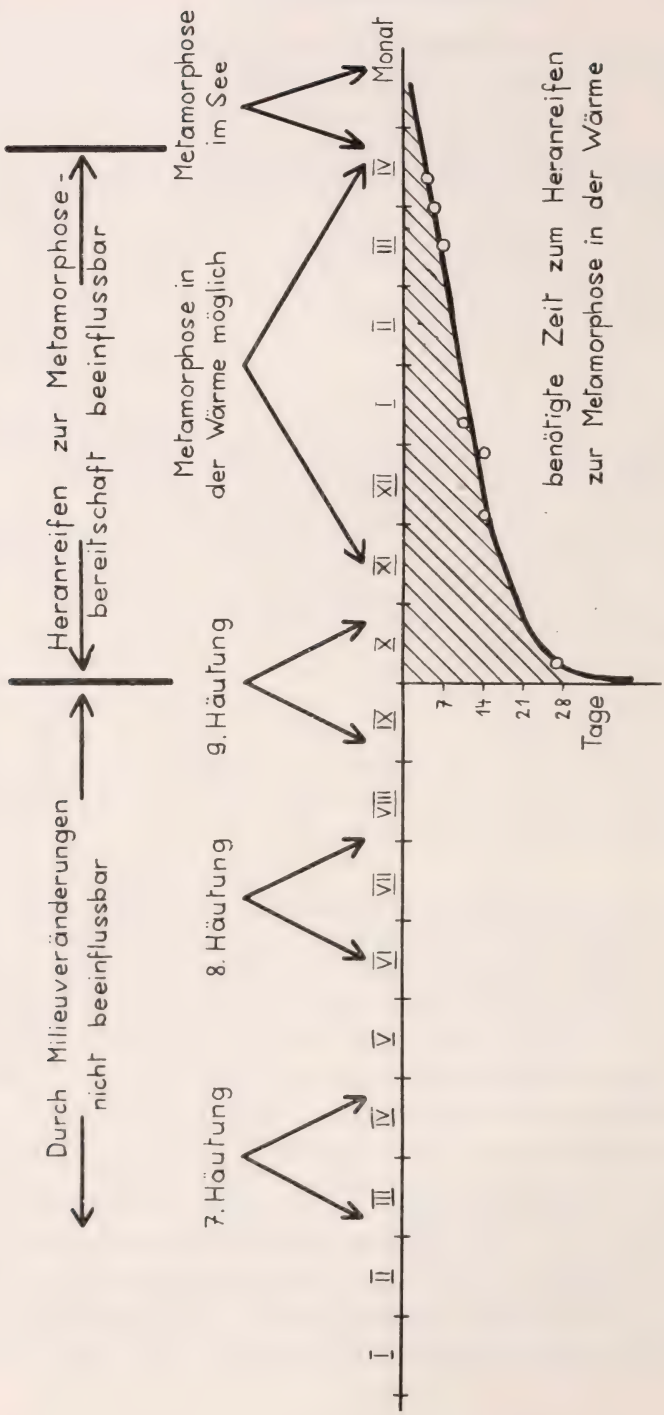


Abb. 1.
Zusammenfassung der Ergebnisse über die Aufzucht von *Sialis lutaria* L.
(Erklärung im Text).

sie alle im Verlaufe des Frühjahrs zu Grunde, ohne irgendwelche Metamorphoseanzeichen gezeigt zu haben.

Zur Kontrolle der Aufzuchtversuche wurde am 6. Oktober eine weitere Serie von 150 Tieren eingebracht (Serie 8), von denen zu erwarten war, dass sie alle ihre letzte Larvenhäutung bereits vollzogen hatten. Es traten auch in der Wärme keine Häutungen mehr auf. Diese Tiere begannen nun aber ihre Metamorphose bereits vier Wochen nach dem Einbringen (Tabelle 1), im November, bedeutend früher als die Tiere, die schon während Monaten an der Wärme gehalten worden waren. Demnach wird bei den angewandten Aufzuchtsbedingungen die Periode zum Heranreifen zur Metamorphosebereitschaft gegenüber den Tieren im natürlichen Lebensmilieu sogar verlängert!

Anhand aller Ergebnisse kann man sich nun vom Entwicklungsgang von *Sialis* folgendes Bild machen (Abb. 1): Im Tier selbst gelegene Faktoren regeln die Zahl und den Zeitpunkt der Larvenhäutungen. Diese Faktoren lassen sich durch die hier angewandten Milieuveränderungen nicht beeinflussen (1.—9. Häutung).

Einzig der durch den Fang verursachte plötzliche Milieuwechsel konnte bei einem Teil der Tiere eine Häutung auslösen.

Nach der letzten Larvenhäutung im Herbst des zweiten Jahres kann die Larve zur Metamorphose heranreifen. Zur Auslösung des Metamorphosevorganges selbst braucht sie in ihrem natürlichen Milieu auf dem Seeboden noch ungefähr sieben Monate. Durch Zucht im Laboratorium, in der Wärme, kann diese Zeit stark abgekürzt werden, im Oktober auf ca. vier Wochen. Infolge des langsamen Heranreifens während des Winters wird die Zeit, die zum Auslösen der Metamorphose im Laboratorium benötigt wird, immer kürzer (Abb. 1, schraffiertes Feld). Sie beträgt anfangs Januar nur noch 10—14 Tage. Das Heranreifen zur Metamorphosebereitschaft schreitet im Verlaufe des Winters ziemlich stetig vorwärts, was anhand der regelmässig abnehmenden Zeiten, die zum Auslösen der Metamorphosevorgänge im Laboratorium benötigt werden, geschlossen werden kann.

II. MORPHOLOGISCH-HISTOLOGISCHER TEIL.

1. Die von aussen beobachtbaren Metamorphosevorgänge.

Die Schilderung des Habitus der Larve und der von aussen beobachtbaren Metamorphosevorgänge bei der Umwandlung der Larve zur Puppe wurde bereits früher gegeben (Du Bois und Geigy 1935, Geigy 1937, Geigy und Ochsé 1940), sodass ich mich hier auf eine kurze Rekapitulation der wichtigsten Vorgänge beschränken kann.

a) *Habitus der* Sialis-*Larve des zehnten Stadiums.*

Die Larven zeigen einen Geschlechtsdimorphismus, indem die weiblichen Tiere grösser sind als die männlichen. Anhand der Längenmasse kann aber nicht mit Sicherheit auf das Geschlecht der entstehenden Imago geschlossen werden.

Die markantesten Merkmale der Larve des zehnten Stadiums (Abb. 2 *a*) sind folgende:

Der Kopf trägt kurze, viergliedrige Antennen. Von den Mundgliedmassen sind vor allem die Mandibeln stark ausgebildet. Die Larvenaugen (Stemmata) haben über dunkel pigmentiertem Augenhintergrund fünf helle Corneazonen („Linsen").

Der Thorax und die starken Schreitbeine sind fast gleich ausgebildet wie bei der Imago. Am Thorax II und III schimmern lateral meist die weisslichen Flügelanlagen durch.

Das Abdomen besteht aus neun Segmenten, die nach hinten allmählich schmäler werden, und endet in einem ca. 5 mm langen, ungegliederten Schwanzfaden, der leicht gerillt und mit seitlichen Haarreihen besetzt ist.

Die ersten sieben Abdominalsegmente tragen lateral gekerbte Anhänge, die Tracheenkiemen, welche einem Wulst, der am ganzen Abdomen lateral zwischen Tergit und Sternit vorhanden ist, dem Lateralwulst, aufsitzen.

Das Abdomen ist dorsal dunkelbraun pigmentiert, mit typischer Zeichnung. Die Kiemenanhänge und der Schwanzfaden sind unpigmentiert und durchscheinend.

b) *Die Vorpuppenphase.*

Unter der Vorpuppenphase verstehe ich die Zeit vom Beginn der Metamorphosevorgänge bis zur Puppenhäutung, also die Endphase des zehnten Larvenstadiums.

Schon einige Tage vor dem äusserlich sichtbaren Metamorphosebeginn nehmen die Larven keine Nahrung mehr auf, schwimmen unruhig umher, rollen sich oft ventral zusammen und legen sich auf die Seite.

Für den zeitlichen Ablauf der von aussen beobachtbaren Vorgänge kann folgender Ueberblick gegeben werden (für eine mittlere Dauer von fünf bis sechs Tagen, von den ersten Abbauvorgängen bis zum Schlüpfen der Puppe) (siehe Geigy und Ochsé 1940, Abb. 1 *a—d*):

1. Tag: Der Kiemeninhalt wird weiss und opak. Die Kiementrachee wird aus den Spitzen der Kiemen zurückgezogen. Die Hypodermis der Kiemen löst sich von der Cuticula ab, wird aber noch nicht retrahiert.

Alle diese Vorgänge beginnen an den Kiemen des 7. Abdomensegmentes und erst etwas später, in caudo-cephaler Reihenfolge, in den vorderen Kiemen.

2. Tag: Die Kiemenhypodermis und damit der gesamte, lebende Inhalt der Kieme werden gegen die Kiemenbasis retrahiert. Gleichzeitig wird auch der Inhalt des Schwanzfadens zurückgezogen. Beginn der Absenkung des Augenpigmentes, wodurch die „Linsen" der Stemmata glitzernd hervortreten.

Der lebende Inhalt der Larven-Antennen wird retrahiert.

3. Tag: Retraktion des gesamten Kiemeninhaltes bis gegen die Kiemenbasis.

Das Augenpigment wird tief in die Kopfkapsel abgesenkt.

Der Inhalt der Mundgliedmassen wird retrahiert.

Die Flügelanlagen wachsen stark ventral aus.

4. Tag: Bildung der pupalen Mundgliedmassen sowie der Puppenbeine unter der Larvencuticula.

5. oder 6. Tag: Schlüpfen der Puppe.

Die Puppen schlüpfen im Laboratorium meistens in den frühen Morgenstunden. Die Larvenhaut platzt an der vorbereiteten Naht dorsal vom Kopf über Pro-, Meso- bis zum Metathorax auf. Das

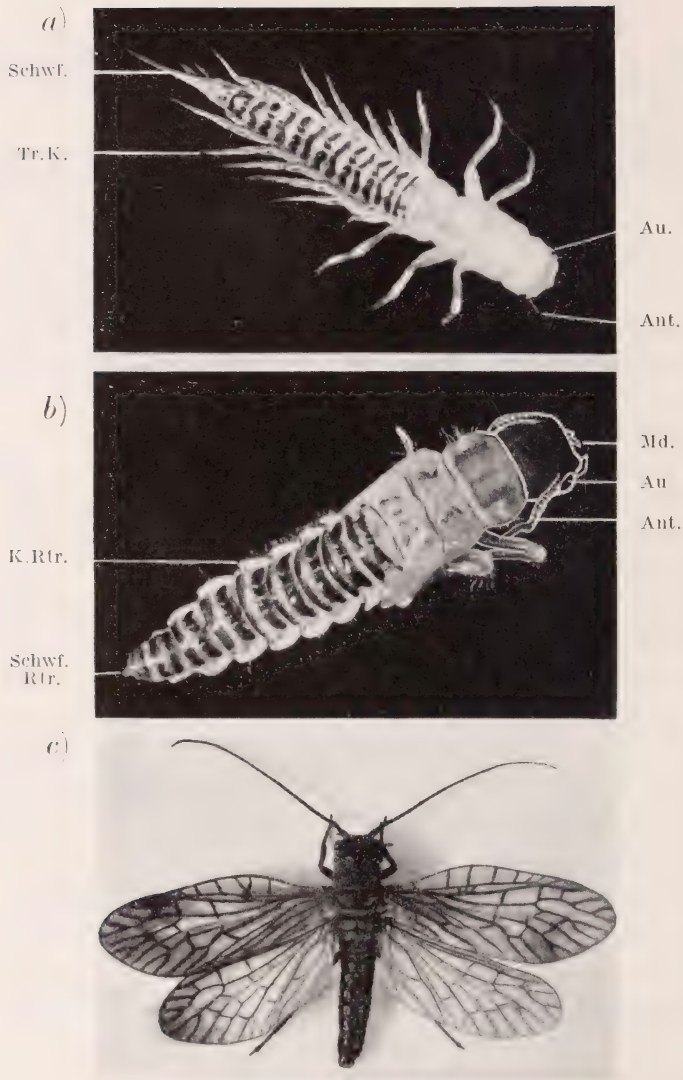


Abb. 2.

Metamorphose von *Sialis lutaria* L.

a) Larve im letzten Larvenstadium.
b) Puppe, ca. 24 Stunden alt.
c) Imago. (Flügel künstlich aufgespannt.)

Ant. = Antenne; Au. = Auge; Tr. K. = Tracheenkieme; Schwf. = Schwanzfaden; Md. = Mandibel; K.Rtr. = Retraktionsstummel einer Tracheenkieme; Schwf. Rtr. = Retraktionsstummel des Schwanzfadens.

Puppenabdomen wird aus der Larvenhaut herausgewunden, die Beine einzeln herausgezogen und der Kopf aus der Kopfkapsel gehoben, wobei die in der Anlage zusammengeknäuelten Puppenantennen gestreckt werden.

Mit dem Abwerfen der Larvencuticula werden auch sämtliche Tracheen gehäutet.

c) *Das Puppenstadium und die Imago.*

Das Puppenstadium dauert bei fast allen Tieren, die normal schlüpfen, 7—9 Tage, sodass mit einer mittleren Dauer von 8 Tagen gerechnet werden kann.

Die Puppe (Abb. 2 *b*) bleibt neben der Larvenexuvie liegen. Die Beine, die nur von einer sehr zarten Cuticula bedeckt sind, legen sich zusammen, sodass die Tibia und der noch wenig differenzierte Tarsus zusammenkleben. Sie werden auf Reiz hin im Coxalgelenk bewegt. Die übrigen Gelenke sind unbeweglich. Ortsveränderungen geschehen unter krümmenden Bewegungen mit Hilfe des Abdomens, auf dem lateral mehr oder weniger grosse Zäpfchen als letzte Reste der Tracheenkieme stehen. Die Flügelanlagen sind weiss und unbeweglich, dem Körper anliegend. Die Mundgliedmassen, speziell die Mandibeln, werden auf Reiz hin kräftig bewegt. Die langen Antennen, deren Gliederung schwach sichtbar ist, liegen zwischen den Beinen nach hinten geschlagen und sind noch unbeweglich. Das neu gebildete Facettenauge ist zweifarbig: Der Vorderteil ist gelblich, der hintere Augenrand, wo das Pigment der Larven-Stemmata konzentriert ist, dunkelbraun. Die frisch geschlüpfte Pupa libera hat somit schon weitgehend die äussere Erscheinungsform der Imago. Die vorhandenen Anlagen müssen aber im Puppenstadium noch weiter ausdifferenziert und ausgefärbt werden.

Die Augen werden schon am ersten Tag dunkler, sind am dritten Tag einheitlich braun und werden in den folgenden Tagen nahezu schwarz. Die Antennen zeigen bald deutlichere Gliederung. Am zweiten und dritten Tag erscheint um jedes Glied ein schwach brauner Ring; etwas später treten unter der Puppencuticula die ersten Haare auf. Am vierten Tag färbt sich die ganze Antenne dunkel, die imaginalen Haare sind zahlreich. Unter der sich ablösenden pupalen Cuticula differenziert sich die endgültige, perlschnurartige Imaginalantenne, die aber erst beim Schlüpfen der Imago nach vorn umgeschlagen wird und ihre Beweglichkeit erhält.

Die imaginalen Mundgliedmassen bilden sich unter der Puppencuticula aus. An den Flügelanlagen werden am dritten Tag die Windungen des eng gefalteten Flügels sichtbar; am vierten Tag, gleichzeitig mit der Pigmentierung, treten unter der Cuticula die ersten Haare auf. Die Flügel strecken sich nach dem Schlüpfen der Imago in wenigen Minuten aus. Ganz ähnlich verläuft die Ausdifferenzierung der Beine. Auch hier werden ca. vom dritten Tage an die imaginalen Haare sichtbar, und etwas später beginnen sie sich dunkel zu färben. Gegen das Ende des Puppenstadiums (ca. 6. Tag) werden sie in allen Gelenken beweglich. Bewegungen erfolgen aber nur auf Reiz. Wohl die auffälligste äusserliche Veränderung ist das Auftreten der Pigmentierung, die am vierten und fünften Tag an Kopf, Thorax und Flügel gleichzeitig beginnend, in kurzer Zeit die vorderen Körperpartien sowie, wenn auch in bedeutend schwächerer Intensität, das Abdomen dunkelbraun, stellenweise fast schwarz färbt.

Das Abdomen macht nur noch geringe Veränderungen durch. An den ersten sieben Segmenten werden die eventuell noch vorhandenen Reste der larvalen Tracheenkiemen und des Schwanzfadens, die verschieden lang ausgebildet sind, oder sogar ganz fehlen können, resorbiert. Am Abdomenende differenzieren sich unter der Puppencuticula die äusseren Geschlechtsanhänge und überall die imaginale Behaarung.

Ca. am achten Tag nach der Puppenhäutung wird die nur sehr dünn ausgebildete Puppencuticula abgeworfen, und die fertig entwickelte, geschlechtsreife Imago (Abb. 2 *c*) beginnt nach zweijähriger Entwicklungszeit ihr nur wenige Tage dauerndes Leben.

2. Ueberblick über den Feinbau der Tracheenkiemen und des Lateralwulstes und ihre Veränderungen während der Metamorphose.

Die experimentellen Untersuchungen, die gleichzeitig durchgeführt wurden (siehe Abschnitt III), machten eine genauere Kenntnis der Vorgänge während des Abbaues der Tracheenkiemen und der Veränderungen des Lateralwulstes des Abdomens nötig. Gleichzeitig damit konnte auch das Verhalten der Hypodermis am ganzen Abdomen und im Schwanzfaden, unter Weglassen des Aufbaus der äusseren Geschlechtsteile, in die Untersuchung miteinbezogen werden. Die Schilderung der histologischen Vorgänge während der

Metamorphose bleibt im Rahmen dieser Arbeit auf das Gewebe dieser Organe beschränkt.

Zur Erleichterung der nachfolgenden Schilderung der histologischen Einzelheiten wird hier anhand einer Serie von Schemabildern ein Ueberblick über die Vorgänge während der Metamorphose in diesen speziell untersuchten Zonen des Abdomens gegeben.

a) Die Vorpuppenphase.

Da die Dauer der Vorpuppenphase zwischen vier und zehn Tagen schwankt, zeitlich also nicht konstant ist, kann dieser erste Abschnitt der Metamorphose nur nach morphologischen Gesichtspunkten charakterisiert werden. Es werden im folgenden sechs Phasen (A—F) unterschieden.

Phase A: *Zweitjährige Larven unmittelbar vor Metamorphosebeginn = „reife Larven“* (Abb. 2 *a* und 3).

Die Umhüllung der Tracheenkiemen besteht aus einer dünnen Cuticula, die am Lateralwulst an Mächtigkeit zunimmt. Die Hypodermis, die die Cuticula hervorgebracht hat, stellt sich als dünnes Epithel ohne sichtbare Zellgrenzen dar. Sie ist im Kiemenbereich unpigmentiert, am übrigen Körper stellenweise von mehr oder weniger dicht liegenden, dunkelbraunen Pigmentkörnern durchsetzt, welche die erwähnte charakteristische Färbung der Larve bewirken.

Cephalwärts ist das 1.—5., caudalwärts das 2.—5. Kiemenglied mit je einer Zeile langer Haare besetzt. An der Spitze der Kieme stehen drei durch ihre Länge ausgezeichnete Terminalhaare.

An den lateralen Segmentwülsten des ersten bis achten Abdominalsegmentes liegt links und rechts je eine Stigmenanlage. Diese spielen eine wichtige Rolle, indem bei den Häutungen die abgestossene Intima der Tracheen dort aus dem Körper entfernt werden kann.

Bei der zweitjährigen Larve sind die Stigmen fertig ausgebildet, aber nicht funktionell. Ihre Intima hat einen Reusenapparat, eine Struktur, die für das Luftleben charakteristisch ist. Auch Stigmenmuskeln sind vorhanden, wenn auch erst schwach ausgebildet. Die Stigmenöffnungen werden von larvaler Cuticula überzogen.

Von der Stigmenanlage aus führt ein Tracheenstamm ins Körper-

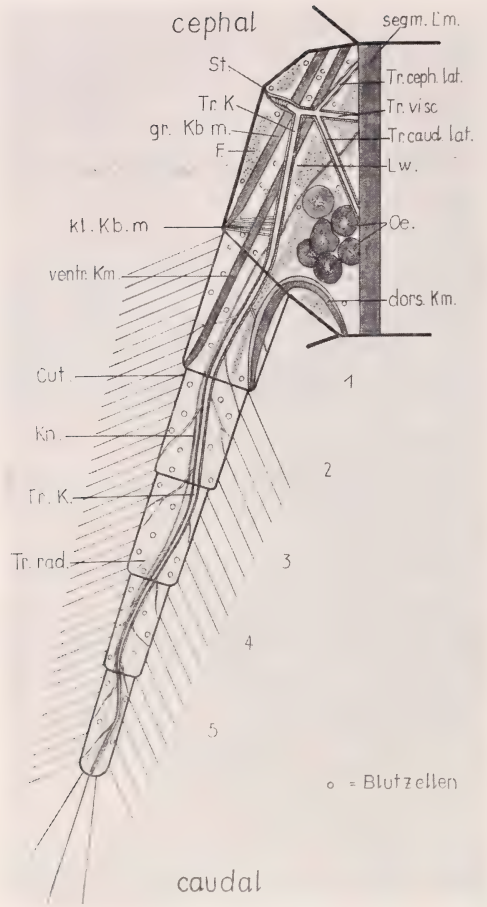


Abb. 3.

Schema des Feinbaus des Lateralwulstes und der Tracheenkieme. Phase A: 2. jährige Larve vor Metamorphosebeginn.

(Dorsalaufsicht.)

1—5 = Kiemenglieder; dors. Km. = dorsaler Kiemenmuskel; ventr. Km. = ventraler Kiemenmuskel; gr. Kb. m. = grosser Kiemenbasismuskel; kl. Kb. m. = kleine Kiemenbasismuskeln; segm. Lm. = segmentaler Längsmuskel; Tr. caud. lat. = caudale, laterale Trachee; Tr. ceph. lat. = cephale, laterale Trachee; Tr. visc. = viscerale Trachee; Tr. K. = Kiementrachee; Tr. rad. = radiäre Tracheen; St. = Stigmenanlage; Cut. = Cuticula und Hypodermis; Kn. = Kiemennerv; F. = Fettlappen; Oc. = Oenocyten; Lw. = Lateralwulst.

innere, wo er sich in vier Aeste aufteilt, einen cephalen und einen caudalen lateralen Ast, welche mit den lateralen Aesten der Stigmenanlagen des vorderen, resp. hinteren Körpersegmentes kommunizieren. Ein visceraler Ast führt ins Körperinnere. Diese drei Aeste bleiben während der Metamorphose erhalten. Der vierte Ast ist die Kiementrachee, die, ohne Verzweigungen abzugeben, durch den lateralen Segmentwulst caudal zur Kieme läuft und in diese eintritt. Sie durchzieht sie in schwachen Spiralen und endet in ihrer Spitze. Sie gibt mehrere dünne Seitenzweige ab, die sich weiter zu Tracheolen aufspaltend, radiär zur Kiemenhypodermis verlaufen und enden, ohne diese zu erreichen. Die Kiementrachee sowie die radiären Tracheen und Tracheolen sind durch Ausläufer ihrer Basalmembran an der Hypodermis befestigt. Tracheenkiemen befinden sich, wie erwähnt, nur an den ersten sieben Abdominalsegmenten,

während die Stigmen in den ersten acht Abdominalsegmenten sowie am Thorax I und II paarweise angelegt werden.

In der Nähe der Kiementrachee verläuft der Kiemennerv, der in den trichogenen Zellen der Terminalhaare endigt, nachdem er auf der ganzen Länge der Kieme Seitennerven zu den trichogenen Zellen der lateralen Kiemenhaare abgegeben hat.

Die Tracheenkiemen stehen bei der ruhenden Larve schräg nach hinten und leicht aufwärts vom Abdomen ab. Bei der Vorwärtsbewegung werden sie eng dem Körper angeschlossen, beim Rückwärtsschwimmen durch den Wasserwiderstand nach vorne umge-

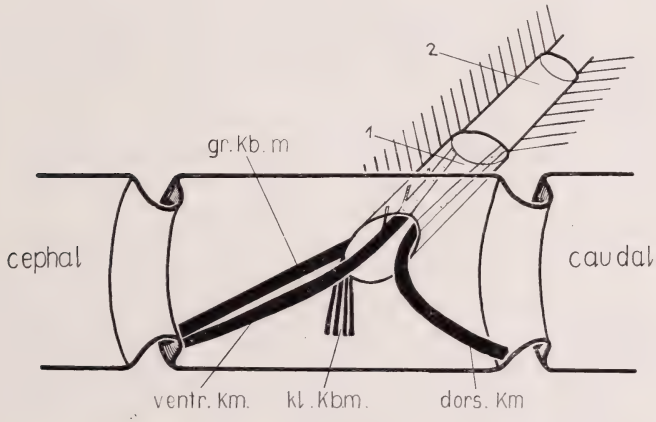


Abb. 4.
Verlauf der Muskeln, die für die Kiemenbewegung verantwortlich sind. (Blick von innen in den Lateralwulst.)
(Abkürzungen wie Abb. 3.)

klappt. Sobald sich die Larve nach einer Bewegung ruhig verhält, gehen die Kiemen wieder in die Normalstellung zurück. Alle diese Bewegungen sind passiv und sind abhängig vom Turgor der mit Haemolymphe erfüllten Kiemen und von der Strömung des umgebenden Wassers. Die Kiemen können aber auch aktiv durch Muskeln bewegt werden, doch sind diese Bewegungen nicht bedeutend. Sie beschränken sich auf ein ruckartiges Anlegen der ganzen Kiemen ans Abdomen. Selten kann auch ein schwaches Abspreizen beobachtet werden. Ebenso verfügen die vier äussern Kiemensegmente über eine gewisse Beweglichkeit gegenüber dem ersten Segment.

Es muss hier aber festgestellt werden, dass die Segmentierung der Kiemen nicht ohne weiteres mit der der Thorakalbeine verglichen werden darf. Die Segmentierung der Kiemen ist vielmehr eine rein oberflächliche Kerbung. Die Cuticula ist überall gleich dick ausgebildet. Eine Unterscheidung von segmentalen und intersegmentalen Zonen ist nicht möglich.

Folgende Muskeln sind für die Bewegung der Kiemen verantwortlich (Abb. 4):

Der dorsale Kiemenmuskel (dors. K.m.), von SEITZ (1937) als Flexor bezeichnet. — Distale Insertion an der Grenze zwischen erstem und zweitem Kiemensegment, dorsal. Verläuft durch das erste Kiemensegment und durch den lateralen Segmentwulst caudalwärts. Proximale Insertion an der caudalen Abdomen-Segmentgrenze, ventral.

Wirkung: Zieht die vier äussern Kiemensegmente zum Körper hin, bei stärkerer Kontraktion auch Anziehen der gesamten Kieme zum Abdomen.

Der ventrale Kiemenmuskel (ventr. K.m.) = Extensor (SEITZ). — Distale Insertion an der Grenze zwischen erstem und zweitem Kiemensegment, ventral. Verläuft durch das erste Kiemensegment, wo er an verschiedenen Stellen mit schwachen Seitenfasern an der Cuticula angreift, und durch den lateralen Segmentwulst cephalwärts. Proximale Insertion an der cephalen Abdomen-Segmentgrenze, ventral.

Wirkung: Bei stärkerer Kontraktion, zusammen mit dem gr. Kb.m., Entfernen der ganzen Kiemen vom Körper (Spreizen der Kieme).

Der grosse Kiemenbasismuskel (gr. Kb.m.). — Distale Insertion am Cuticula-Wulst, am Uebergang des ersten Kiemensegmentes in den lateralen Segmentwulst. Verläuft parallel dem ventralen Kiemenmuskel und inseriert unmittelbar neben diesem an der cephalen Abdomen-Segmentgrenze.

Wirkung: Abspreizen der gesamten Kieme.

Die kleinen Kiemenbasismuskeln (kl. Kb.m.). — Insertion seitlich am Cuticula-Wulst, am Uebergang des ersten Kiemensegmentes in den Lateralwulst. Sie verlaufen in mehreren feinen Strängen vertikal auf die Ventralseite des Wulstes.

Wirkung: Heben der Kieme (?).

Die genaue Wirkungsweise dieser verschiedenen Kiemenmuskeln ist im übrigen sehr schwer zu ermitteln. Es scheint ihnen ganz allgemein geringe Bedeutung zuzukommen. Es ist auch auffällig, dass Atembewegungen, die die Tiere im sauerstoffarmen Wasser oder nach Aethernarkose ausführen, nie durch die einzelnen Kiemen, sondern immer durch das ganze Abdomen ausgeführt werden.

Als ein weiteres, ausserordentlich auffallendes Element der Kiemenregion seien die Oenocyten erwähnt, die nur in den sieben kiementragenden Abdominalsegmenten vorkommen. Auf jeder Körperseite, unmittelbar unter der Kiemenbasis, hängen im Lateralwulst traubige Gruppen von zehn bis zwölf grossen Zellen. Sie werden von den Endigungen einer Trachee umsponnen, die von der caudalen lateralen Trachee abzweigt und hängen von dieser zusammengehalten, frei in der Haemolymphe ; sie sind nicht, wie Seitz zu beobachten glaubte, „im Fettkörper". Es kann höchstens vorkommen, dass bei fettreichen Tieren sich Fettlappen zwischen die Oenocyten drängen und diese teilweise einschliessen.

Die Oenocyten können bei nicht zu fettreichen Larven schon bei geringer Vergrösserung als rötlich gefärbte Kügelchen in der Kiemenbasis gesehen werden.

Das bei der metamorphosereifen Larve reichlich vorhandene Fett hängt in grossen, lappigen Komplexen zusammen und schiebt sich ohne bestimmte Anordnung zwischen die anderen Organe. Es ragt auch regelmässig ein dünner Fettlappen bis ins erste Kiemensegment. Er endigt immer vor der Grenze des ersten und zweiten Kiemensegmentes.

Die Kiemen sowie die nicht durch andere Organe beanspruchten Regionen des Abdomens sind mit Haemolymphe angefüllt, in der zahlreiche Blutzellen schwimmen, deren Zahl zu Beginn der Metamorphose stark zunimmt, die aber nach der pupalen Umstimmung (siehe S. 29) bis zum Schlüpfen der Imago fast vollständig verschwinden. Die Haemolymphe fliesst im Lateralwulst ruckweise caudalwärts. In der Kieme selbst konnte, trotz intensiver Lebendbeobachtung, keine Bewegung der Körperflüssigkeit festgestellt werden.

Die freien Blutzellen sind 5—10 μ gross, rund oder oval, mit rundem Kern. Von einer morphologischen Unterteilung der Blutzellen soll hier abgesehen werden, da zwischen den einzelnen zu unterscheidenden Typen alle Uebergänge bestehen und keine funk-

tionellen Unterschiede festgestellt werden konnten. Ausserdem sind die Beschreibungen der Blutzellen bei Insekten so vielfältig, dass nicht anhand der Kenntnis des Blutbildes anderer Formen Rückschlüsse gezogen werden können. (Von der reichen Literatur seien erwähnt: Berlese 1900 und 1901, Bruntz 1909, Cuénot 1895, Hollande 1928, Lazarenko 1925, Metalnikoff und Toumanoff 1930.)

Phase B: *Von der kritischen Periode bis zum Beginn der äusserlich sichtbaren Metamorphosevorgänge.*

Wie im Teil III dieser Arbeit näher ausgeführt wird, haben die experimentellen Untersuchungen ergeben, dass etwa vier Tage vor dem äusserlich sichtbaren Metamorphosebeginn von einer Zone, die wahrscheinlich in der Gegend des Metathorax und des ersten Abdominalsegmentes liegt, ein Wirkstoff abgegeben wird, der die Verwandlung der Larve zur Puppe auslöst und fördert. Der Beginn der Ausschüttung dieses Wirkstoffes in die Haemolymphe wird „kritische Periode" genannt.

Bis zum Beginn der äusserlich sichtbaren Vorgänge nehmen die Hypodermis und die Matrix der Tracheen an Dicke zu. Die Cuticula der Kieme und die Intima der Kiementrachee quellen auf.

Phase C: *Beginnende Retraktion der Kiementrachee in der Kiemenspitze* (Abb. 5 *a*).

Im äussersten Kiemensegment löst sich die Hypodermis von der Cuticula ab, während in den unteren Kiemensegmenten sowie am Lateralwulst noch keine Trennung erfolgt ist. Der gleiche Ablösungsvorgang geht in der Kiementrachee vor sich. Die gleichzeitig aufquellende Intima füllt in den peripheren Kiemenpartien das ganze Tracheenlumen aus. Nach der Ablösung der Intima von der Matrix zieht sie sich gegen die Kiemenbasis zurück und reicht nicht mehr bis zur Kiemenspitze. Die Intima der radialen Seitentracheen und -Tracheolen, welche mit dem zentralen Stamm zusammenhängt, wird mit diesem zurückgezogen. Dort, wo die Intima retrahiert ist, zerfällt die Matrix.

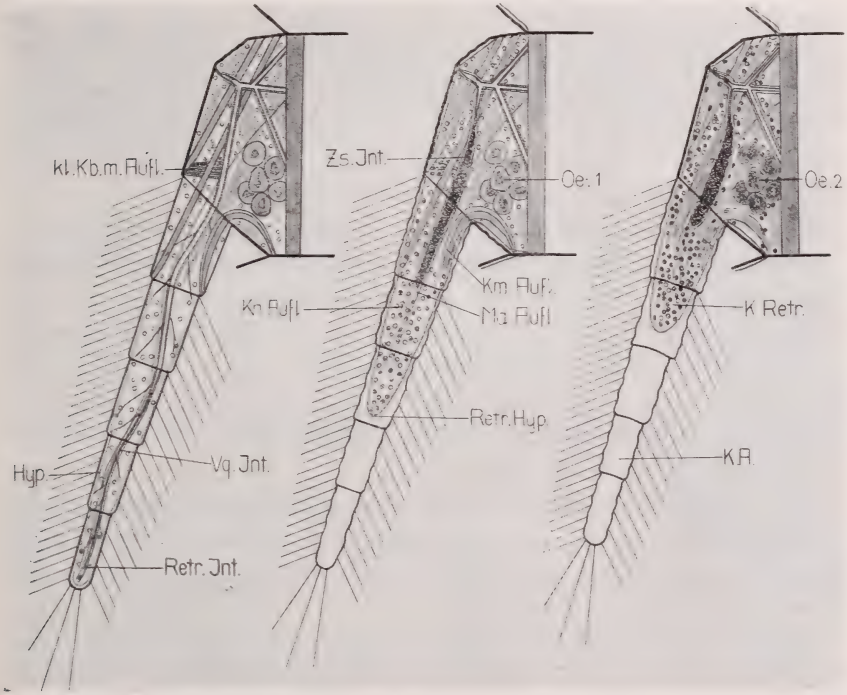
Das Sarcoplasma der drei grossen Kiemenmuskeln quillt auf. Die kleinen Kiemenbasismuskeln zerfallen schon jetzt und werden von den Blutzellen phagocytiert.

Die Oenocyten beginnen eine erste Sekretionsphase.

Der Fettkörper zeigt keine Veränderungen.

Phase D: *Retraktion des Kiemeninhaltes bis ins dritte Kiemensegment* (Abb. 5 *b*).

Die Hypodermis hat sich überall von der Cuticula abgelöst und zieht sich gegen die Basis zusammen. Das Tracheensystem der



a) *b*) Abb. 5. *c*)

Schema der Kiemenretraktion I.
a) Phase C, *b*) Phase D, *c*) Phase E.

a) Hyp. = Loslösung der Hypodermis von der Cuticula; kl. Kb. m. Aufl. = Zerfall der kleinen Kiemenbasismuskeln; Retr. Int. = Retraktionsspitze der Intima der Kiementrachee; Vq. Int. = Verquollene Intima.
b) Kn. Aufl. = Kiemennerv in Auflösung; Zs. Int. = Zusammengeschobene Intima der Kiementrachee; Oe. 1 = Oenocyten in der 1. Sekretionsphase; Km. Aufl. = Auflösung des distalen Ansatzes der Kiemenmuskeln; Ma. Aufl. = Matrix in Auflösung; Retr. Hyp. = Retraktionsspitze der Hypodermis.
c) Oe. 2 = Oenocyten in der 2. Sekretionsphase; K. Retr. = retrahiertes Kiemendivertikel; K. A. = Kiemenaussenraum, mit Flüssigkeit erfüllt.

Kieme ist in voller Auflösung. Die von der Matrix abgelöste Intima verquillt und wird gleichzeitig in die Kiemenbasis zusammengeschoben. Die Matrix zerfällt; einzig ihre Basalmembran kann sich noch eine Zeit lang als leerer Schlauch erhalten, in welchem zahl-

reiche, mit Geweberesten vollgepfropfte Phagocyten liegen. In den übrigen Tracheenstämmen, welche auch im Imaginalleben funktionell bleiben (cephale und caudale laterale, viscerale Tracheen, sowie alle andern des Abdomens), beginnt die Ablösung der Intima von der Matrix.

Gleichzeitig mit der Hypodermis haben sich die distalen Ansätze der beiden Kiemenmuskeln von der Cuticula abgelöst. Von der Ablösungsstelle aus beginnen Autolyse und Phagocytose.

Der grosse Kiemenbasismuskel ist noch intakt, doch sind seine Fibrillen gelockert. Die kleinen Kiemenbasismuskeln sind vollständig zerfallen. Es können nur noch von Phagocyten erfüllte Reste ihres Sarcolemms festgestellt werden.

Die Oenocyten stehen in der ersten Sekretionsphase.

Der Kiemenfettlappen wird mit der allgemeinen Retraktion des Kiemeninhaltes zum Lateralwulst zurückgedrängt.

Der Kiemennerv löst sich gleichzeitig mit der Tracheenmatrix auf, und seine Reste werden phagocytiert.

Phase E: *Retraktion des Kiemeninhaltes bis in das zweite Kiemensegment* (Abb. 5 *c*).

Die Phagocytose erreicht ihren Höhepunkt. Im ganzen Lumen des Lateralwulstes und im Stummel der Tracheenkiemen liegen zwischen den Organen dichtgedrängt Blutzellen, die fast alle Gewebereste phagocytiert haben.

Viele Hypodermiszellen zerfallen. Ihre Reste liegen zwischen den Blutzellen im Kiemenlumen. Die von Hypodermiszellen gebildete Wand des retrahierten Kiemendivertikels bleibt aber immer intakt, sodass keinerlei lebende Bestandteile in den mit Flüssigkeit erfüllten Kiemenaussenraum gelangen können. Die Zusammensetzung dieser Flüssigkeit konnte nicht erkannt werden.

Zu dieser Zeit beginnt an der mit larvo-imaginaler Potenz ausgestatteten Hypodermis des Lateralwulstes und des übrigen Abdomens, welche während des Metamorphoseschrittes von der Larve zur Puppe lediglich eine Häutung durchmachen, der Aufbau der pupalen Cuticula.

Der Abbau der Kiementrachee geht sehr rasch vor sich. Ihre Intima wird immer stärker gegen die Basis zusammengedrängt.

In den übrigen Körpertracheen hat sich die Intima überall von der Matrix abgelöst und verquillt etwas. Die Tracheenlumina

bleiben aber offen. An der Stigmenanlage beginnt die Abscheidung der pupalen Intima mit einer neuen Reuse, die nach dem Schlüpfen der Puppe funktionell wird.

Der Zerfall der Kiemenmuskeln schreitet basalwärts fort. Die Insertionen des grossen Kiemenbasismuskels haben sich ebenfalls von der Cuticula abgelöst und Autolyse und Phagocytose treten auch hier auf.

Die Oenocyten beginnen die zweite Sekretionsphase.

Der Kiemenfettlappen ist beinahe ganz in den Lateralwulst zurückgedrängt.

Die „pupale Umstimmung".

Die Retraktions- und Abbauvorgänge der larvalen Gewebe gehen rasch weiter. Wenn die Retraktion des Kiemeninhaltes bis ins erste Kiemensegment fortgeschritten ist, erfolgt ein tiefgreifender Umschwung im Ablauf des ganzen Prozesses, den ich die „pupale Umstimmung" nenne. Plötzlich werden sämtliche Abbauvorgänge, ob völlig beendet oder nicht, abgebrochen. Die Phagocyten, die vorher in dichter Anhäufung das ganze Lumen des Lateralwulstes angefüllt hatten, verschwinden sehr rasch. Es sind noch weiterhin zahlreiche Blutzellen vorhanden, die aber keine Einschlüsse mehr haben. Die gesamte nun folgende Weiterentwicklung ist daraufhin gerichtet, in kurzer Zeit die Puppe fertig zu bauen, die 1½—2 Tage später schlüpfen muss.

Phase F: *Retraktion des Kiemeninhaltes bis in das erste Kiemensegment* (Abb. 6 *a*—*c*).

Die Retraktion der larvalen Tracheenkieme ist zur Zeit der pupalen Umstimmung nicht immer gleich weit fortgeschritten. Der Retraktionsstummel kann noch beträchtlich lang sein und bis an die Grenze zwischen dem ersten und zweiten Kiemensegment reichen (Abb. 6 *a*). Meistens endet er etwa in der Mitte des ersten Segmentes (*b*), oder er ist sogar vollständig abgebaut worden (*c*). Unabhängig von diesen Differenzen bildet sich über dem Stummel eine Abschlusshypodermis, die, wie die übrige Hypodermis des Abdomens, sofort eine pupale Cuticula abscheidet. Die Matrix der Körpertracheen bildet die pupale Intima. Die ganze Kiementrachee ist in den Lateralwulst zusammengedrängt und wird dort von einem Rest der larvalen Matrix umschlossen.

Der Stand des Abbaus der Kiemenmuskeln ist ebenfalls stark davon abhängig, wieweit im Zeitpunkte der pupalen Umstimmung die gesamte Entwicklung fortgeschritten war. Die noch vorhandenen Reste sind zum Teil durch Fett, das in vermehrtem Mass in den Lateralwulst eindringt, aus ihrer ursprünglichen Lage verdrängt worden und sind nicht immer leicht zu erkennen. Der

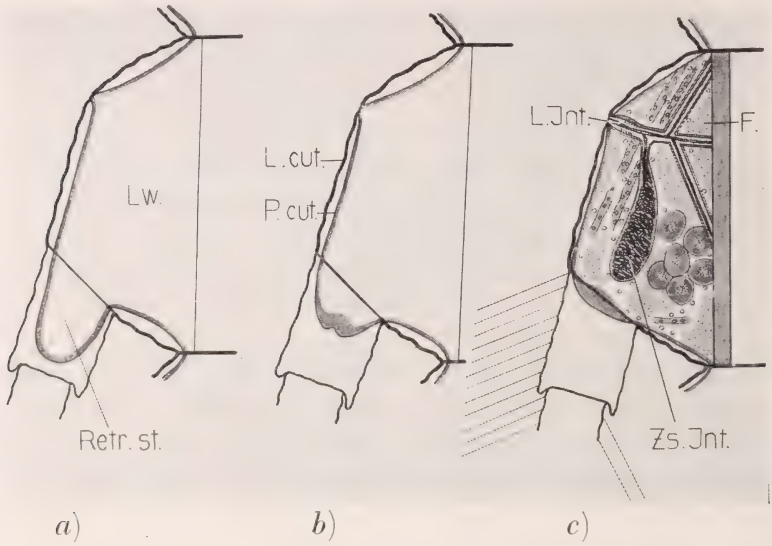


Abb. 6. — Schema der Kiemenretraktion II.
Phase F: Differenzen in der Retraktion des Kiemeninhaltes bei der pupalen Umstimmung.

a) Langer Retraktionsstummel.
b) Kurzer Retraktionsstummel.
c) Vollständige Retraktion.

Retr. St. = Retraktionsstummel der Larvenkieme; Lw. = Lateralwulst; L. cut. = Larvencuticula; P. cut. = Puppencuticula mit Hypodermis; F. = Fett; L. Int. = abgelöste larvale Tracheenintima; Zs. Int. = im Lateralwulst zusammengepresste Intima der Kiementrachee.

Abbau des grossen Kiemenbasismuskels ist stets am unvollständigsten.

Die Oenocyten beendigen noch vor dem Schlüpfen der Puppe ihre zweite Sekretionsphase.

Der Kiemennerv kann im Lateralwulst nicht mehr festgestellt werden.

Die Zahl der Blutkörperchen nimmt stark ab. Die Phagocyten sind fast vollständig verschwunden.

Im Innern des Lateralwulstes geschieht nichts mehr von Bedeutung. Die pupale Auskleidung der Tracheen und die Puppencuticula werden fertiggestellt, sodass wenig später die Larvenhaut aufgebrochen wird und die weichhäutige, weissliche Puppe schlüpfen kann.

b) Das Puppenstadium.

Da die Dauer des Puppenstadiums weitgehend konstant ist, erfolgt die Unterteilung durch Angabe der Tage seit dem Schlüpfen der Puppe.

Die frischgeschlüpfte Puppe (Abb. 7 *a*).

Sofort nach dem Schlüpfen geht in der Puppe der autolytische Abbau der Reste der larvalen Organe weiter, nachdem diesbezüg-

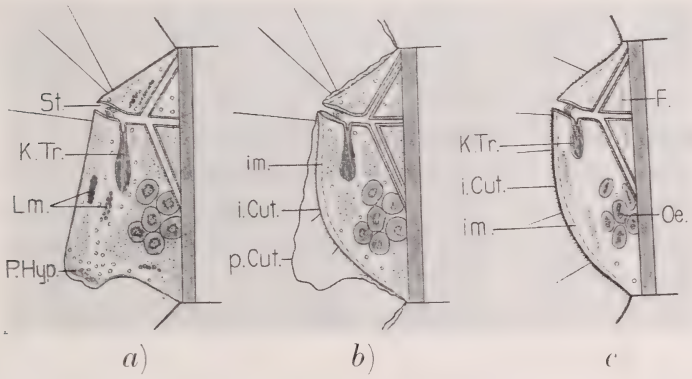


Abb. 7. — Schema der Kiemenretraktion III.

a) Frisch geschlüpfte Puppe.
b) 3 Tage alte Puppe.
c) Imago.

St. = funktionelles Stigma; K. Tr. = Rest der Kiementrachee; Lm. = Rest der larvalen Kiemenmuskeln; P. Hyp. = sich autolytisch auflösende Hypodermis des Retraktionsstummels; im. = laterale, dorsoventrale Muskelschicht; p. Cut. = pupale Cuticula; i. Cut. = imaginale Cuticula; F. = Fett; Oe. = Oenocyten.

lich seit der pupalen Umstimmung nichts mehr geschehen ist. Phagocytose kann während des Puppenstadiums nicht mehr beobachtet werden. Die noch vorhandenen Reste larvaler Organe werden autolytisch abgebaut. In den eventuell noch vorhandenen Stummeln der Tracheenkieme zerfällt die sich von der Cuticula ablösende hypodermale Abschlusschicht. Um die Stigmenöffnung ist ein Kranz von Haaren entstanden. Gleichzeitig mit der Puppenhäutung wurde

die abgelöste, larvale Intima durch das Stigma hinausgezogen. Dieses ist jetzt offen und funktionell. Bei dieser Tracheenhäutung wurde auch die im Lateralwulst zusammengepresste Intima der Kiementrachee entfernt. Die larvale Matrix, die diese Reste umschlossen hatte, sackt zusammen und zerfällt teilweise. Das Schaltstück, das eine pupale Intima abgesondert hat, bleibt bestehen.

Die noch vorhandenen Muskelreste lösen sich auf. Ein Teil der ehemaligen Muskelkerne bildet mit zerfallenem Plasma neue Zellen, die in die Körperflüssigkeit gelangen.

Die Oenocyten verändern sich nicht.

Puppe, dritter Tag (Abb. 7 *b*).

Der bei der Larve deutlich abgegrenzte Lateralwulst verflacht sich. Die Grenzen zwischen den einzelnen Abdomensegmenten erscheinen dadurch nicht mehr so stark eingeschnürt wie früher.

Die bei der jungen Puppe noch meist deutlich erkennbaren Kiemenstummel sind vollständig abgebaut worden. Die Hypodermis hat sich überall von der Puppencuticula abgelöst und beginnt schon die Abscheidung der Imaginalcuticula.

Zur Zeit der Trennung der Hypodermis von der Puppencuticula erscheinen im ganzen Lateralwulst, ausser an den Segmentgrenzen, unmittelbar unter der Hypodermis, kleine Zellen, die sich als imaginale Myoblasten erweisen. Sie strecken sich und bilden nach und nach eine dünne, dorso-ventrale Muskelschicht.

Die Tracheen machen während des Puppenstadiums wieder eine Häutung durch. Die Reste der Matrix, die die zusammengeschachtelte Intima der Kiementrachee umschlossen hatten, werden nicht ganz abgebaut und bleiben als Anhängsel, mittels eines kurzen, offenen Schaltstückes, an der Stigmentrachee befestigt. Vom dritten Puppentage an wird die pupale Intima abgestossen, um bald durch die imaginale ersetzt zu werden.

Die Reste der Kiemenmuskeln sind vollständig verschwunden.

In den Fettlappen runden sich die Fettzellen ab. Einzelne von ihnen gelangen in die Körperflüssigkeit und werden im Körper herumgeschwemmt. Die meisten bleiben aber in lockerem Verbande beisammen.

Die Oenocyten nehmen an Grösse etwas ab (im Schema nicht erkennbar).

Die Zahl der Blutzellen verringert sich weiterhin.

Die Imago. (Abb. 7 *c*).

Durch das starke Wachstum der Geschlechtsorgane im Abdomen werden die Segmentgrenzen noch mehr verwischt, der Lateralwulst wird gedehnt und dadurch nahezu ausgeebnet.

Die imaginale Cuticula ist dünn. Die Exocuticula bildet viele falsche Haare, ausserdem in grösseren Abständen echte Haare. Die Hypodermis hat sich ca. seit dem vierten Puppentage dicht mit braunen Pigmentkörnern angefüllt, die dem Abdomen die dunkle Farbe geben. Die unter der Hypodermis gelegene, vertikale Muskelschicht ist fertig ausgebildet.

Die Tracheen, vor allem die Stigmentrachee, haben sich geweitet und sind von einer dunkel gefärbten Intima ausgekleidet. Auch im Rest der Kiementracheen wurden stellenweise unregelmässige Intimateile abgesondert, welche an ihrer dunklen Farbe, gegenüber den gelblichen Resten der larvalen Intima, erkennbar sind.

Das Fett ist im Laufe der letzten Puppentage beinahe verschwunden. Die Reste der vorher so mächtigen Fettlappen liegen als Komplexe schmächtiger Zellen an der Abdomenwand.

Die Oenocyten haben an Grösse abgenommen und werden oft durch andere Organe zusammengedrängt. Sie werden von zahlreichen Tracheen umsponnen.

Die Blutzellen sind beinahe verschwunden.

3. Histologie des Kiemenabbaus.

Nachdem der Kiemenabbau in seinem Hauptverlauf geschildert worden ist, soll nun hier auf die verschiedenen histologischen Einzelheiten, die während dieser Zeit in den Kiemengeweben beobachtet werden können, näher eingegangen werden.

Die Schilderung erfolgt nach Gewebekategorien gesondert, unter Befolgung derselben Phaseneinteilung.

a) Hypodermis und Cuticula.

Die larvale Kiemenhypodermis.

Phase A.

Die Hypodermis bildet in der Kieme ein sehr dünnes, syncytiales Epithel von ca. 3 μ Dicke. Ihr Plasma ist gekörnelt und hat hier und da unregelmässige Vakuolen. Die Kerne liegen regelmässig

verteilt und haben zahlreiche Chromatinkörner. Sie sind rund und plattgedrückt. Die Cuticula ist ebenfalls nur 3—5 μ dick. Sie ist zweischichtig: Unter einer schwach braun gefärbten Exocuticula liegt eine farblose, parallel der Oberfläche geschichtete Endocuticula. Bei der Azanfärbung wird die Exocuticula rot, die Endocuticula dunkelblau gefärbt.

Im Gegensatz zu den Beobachtungen von Seitz konnte ich bei meinen Larven in der Kiemenhypodermis nie „unregelmässig geformte Pigmentkörner" feststellen. Es war dies auch nicht zu erwarten, da die Kiemen durchscheinend und ganz farblos sind. Auch Perfiljev (1922) beschreibt eine pigmentierte Kiemenhypodermis. Fundorte: Seitz in der Umgebung von Berlin, Perfiljev bei Leningrad. Da sich auch die Larven vom Sempachersee von denjenigen von Neuweg in bezug auf die Intensität der Pigmentierung stark unterscheiden (siehe S. 8), scheint es sich hier um eine geographische Rassenbildung zu handeln. Die auffälligsten Differenzen sind bei der Larve sichtbar und verschwinden später bei der Imago wieder.

Die an der Kieme stehenden Haare werden durch mehrere Zellen gebildet, deren Plasma nicht sichtbar getrennt ist. Diese trichogenen Zellen bilden eine gemeinsame Vakuole, die sich in den zentralen Hohlraum des Haares fortsetzt. Das Haar sitzt in einer Chitin-Alveole. An die Basis der trichogenen Zellen tritt eine Nervenfaser, die aus dem in der Nähe der Kiementrachee verlaufenden Kiemennerv stammt.

Der Aufbau der Haare und der trichogenen Zellen legen es nahe, in diesen Gebilden Sinnesorgane zu vermuten, die auf die durch Aussenströmungen und Schlammerschütterungen verursachten Reize ansprechen dürften.

Phase B.

In der an Dicke zunehmenden Hypodermis runden sich die Kerne ab. Im Plasma erscheinen zahlreiche unregelmässige Vakuolen. Die Oberfläche der Cuticula ist schwach gefältelt und aufgequollen. Hypodermis und Cuticula liegen noch aneinander.

Phase C.

Als erster Schritt zum Abbau des Kiemeninhaltes hat sich die Hypodermis von der Cuticula getrennt. Die Trennung scheint

dadurch ausgelöst zu werden, dass der Druck in den Kiemen abnimmt, wodurch sich die Hypodermis nach innen zusammenzieht. Ausserdem muss mit der Abscheidung einer Exuvialflüssigkeit gerechnet werden, die die Trennung der Schichten ermöglicht.

An der Kieme und am übrigen Abdomen gibt es keine hypodermalen Drüsen, deren spezielle Aufgabe es wäre, Exuvialflüssigkeit abzusondern. Sie wird demnach wohl von sämtlichen Hypodermiszellen abgegeben.

Die Kiemenhypodermis nimmt an Dicke bis auf 8 μ zu, sodass sich die Kerne vollständig abrunden können. Das Chromatin der Kerne hat sich auf wenige, meist randständige Körner konzentriert. Im Innern der Kerne ist oft ein Nucleolus sichtbar. Die Cuticula ist aufgequollen und hat sich in Falten gelegt. Die Auflockerung ist speziell in der Endocuticula stark. Die ehemaligen trichogenen Zellen fallen als dichte Plasmaklumpen auf. Der Abbau der Kiemenhypodermis hat noch nicht begonnen. Blutzellen dringen in grosser Zahl von der Basis her in die Kieme ein. An einigen wenigen Stellen wurden Blutzellen in Plasmavakuolen der Hypodermis gefunden. Diesem Vorgang kommt aber keine grössere Bedeutung zu, weil es sich nur um vereinzelte Zellen handelt, in denen nie Spuren aktiver Phagocytose beobachtet wurden. Es zeigt aber immerhin, dass die Basalmembran der Hypodermis, die vorher eine durchgehende Trennungsschicht zwischen der Hypodermis und dem Kiemen-Innenraum bildete, schon stellenweise undicht ist.

Phase D.

Durch das rasche Zusammenschieben des Kiemeninhaltes gegen die Kiemenbasis wurden die Hypodermiszellen zu einem Zylinderepithel zusammengepresst. Stellenweise werden jetzt die Zellgrenzen schwach sichtbar.

Die Hypodermiszellen zeigen zweierlei Verhalten: Ein Teil derselben bildet eine Abschlusschicht zwischen Kiemenaussen- und Innenraum. Diese Schicht ist immer lückenlos, sodass keine lebenden Bestandteile in den stets leeren Aussenraum gelangen können. Die Kerne dieser Zellen sind klein und haben verteiltes Chromatin; ihr Plasma ist dicht und syncytial. Der übrige, grössere Teil der Zellen liegt innerhalb dieser Abschlusschicht. Ihr Plasma ist zusammengeballt, und ihre Kerne sind in Auflösung. Ein Teil dieser Zellen

zerfällt schon jetzt vollständig und Plasmaklumpen fallen ins Kiemeninnere, wo sie von Blutzellen phagocytiert werden. In den peripheren Teilen der Kieme geht dieser Zerfall so rasch, dass die Blutzellen nicht in der Lage sind, alle Abbauprodukte aufzunehmen, sodass sie sich anhäufen, während in den basaleren Partien, wo der Abbau noch nicht so intensiv ist, die ausgestossenen Zellteile durch die Blutzellen bewältigt werden können. Die Tätigkeit der Blutzellen beschränkt sich streng auf die Aufnahme von Zellteilen,

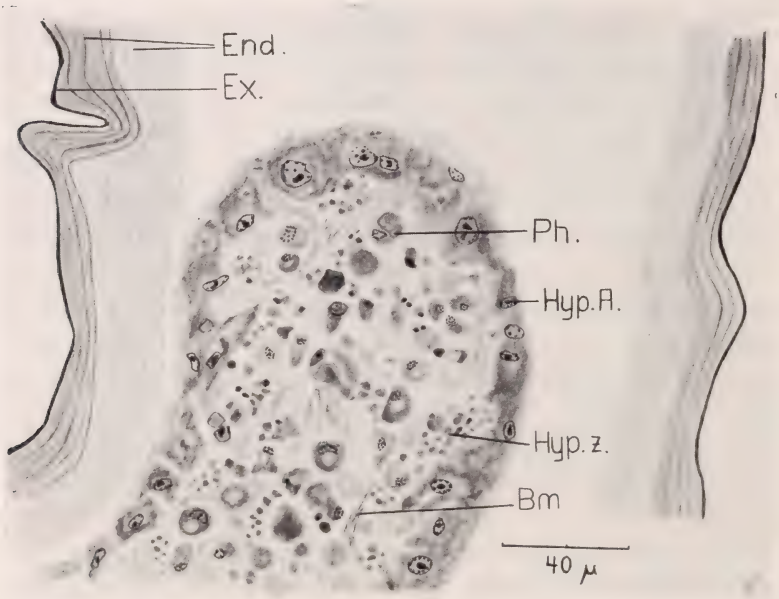


Abb. 8.

Phase E: Spitze des Retraktionsstummels in der Tracheenkieme.

End. = Endocuticula (aufgequollen); Ex. = Exocuticula; Ph. = Phagocyte; Hyp. A. = Hypodermale Abschlusschicht; Hyp. z. = ins Kiemeninnere zerfallende Hypodermiszelle; Bm. = leere Basalmembran, Rest der Kiementrachee.

die ins Kiemeninnere gefallen sind. Ein aktives Auseinandersprengen der Gewebe und Zellen findet nicht statt.

Die Cuticula lockert sich, wohl unter dem Einfluss der Exuvialflüssigkeit, weiter auf. Die Schichten der Endocuticula blättern auseinander. Hier machen sich von Tier zu Tier beträchtliche Unterschiede bemerkbar, die sich bis zur Puppenhäutung erhalten.

Auch dann können im Grad der Auflösung der Cuticula noch beträchtliche Unterschiede festgestellt werden.

Phase E (Abb. 8).

Die in der Phase D geschilderten Abbauvorgänge sind noch intensiver. Im Kiemeninnern, vor allem in der Spitze des Retraktionsstummels, liegen zahlreiche Klumpen ausgestossenen Plasmas und kleine, dunkel gefärbte Körnchen: Reste zerfallener Hypodermiskerne. Die zahlreich vorhandenen Blutzellen zeigen fast alle Einschlüsse aufgenommener Abbauprodukte. Die noch vorhandenen Hypodermiszellen, vor allem solche der äussern Trennungsschicht, bilden nun wieder ein deutliches, einschichtiges Epithel.

Phase F.

Bis zur pupalen Umstimmung gehen die Abbauprozesse intensiv weiter, werden dann aber plötzlich abgebrochen. Der nun einsetzende Aufbau der pupalen hypodermalen Abschlusschicht ist abhängig vom Stand der Retraktion zur Zeit der Umstimmung (vergl. Abb. 6 *a*, *b*, *c*).

Mit der Umstimmung ändert sich auch das Blutbild vollständig. Die Einschlüsse von zerfallenem Gewebe, die in der Phase E in fast jeder Blutzelle festgestellt werden können, verschwinden sehr rasch. Die Zahl der Blutzellen in den Kiemen nimmt ab.

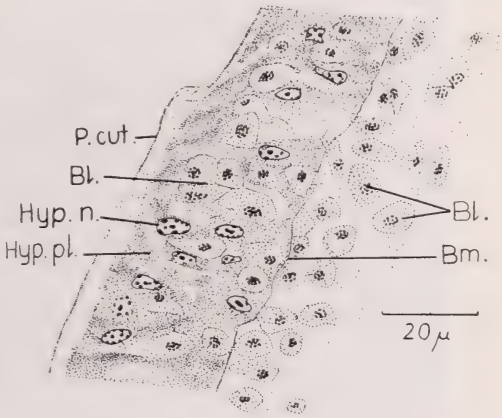


Abb. 9.

Phase F: Aufbau der Abschlusschicht über dem Retraktionsstummel nach der pupalen Umstimmung.

Bl. = Blutzellen; Hyp. n. = Kern der Hypodermis; Hyp. pl. = Hypodermisplasma; P. cut. = Puppencuticula; Bm. = Basalmembran.

Die verbleibenden Blutzellen sind rund, mit kleinem Kern und körnigem, stark eosinophilem Plasma.

Meistens ist nach der pupalen Umstimmung noch ein kleiner Stummel als Rest der Tracheenkieme vorhanden. Hier erfolgt die

Konstituierung des vorläufigen Abschlusses der Hypodermis aus zwei Elementen:

a) aus den Zellen, die während der Abbauperiode die Abschlussschicht gebildet hatten, also larvales Material;

b) aus Blutzellen aus dem Kiemeninnern.

Bei einem kurz nach der pupalen Umstimmung fixierten Tier ergibt sich folgendes Bild (Abb. 9):

Das Plasma der Hypodermiszellen ist stark basophil. Ihre Kerne sind gross, mit wandständigem Chromatin und einem oder mehreren Nucleoli.

Zwischen dem Plasma der Hypodermiszellen liegen einzeln oder gruppenweise eingedrungene Blutzellen mit noch körnigem, eosino-

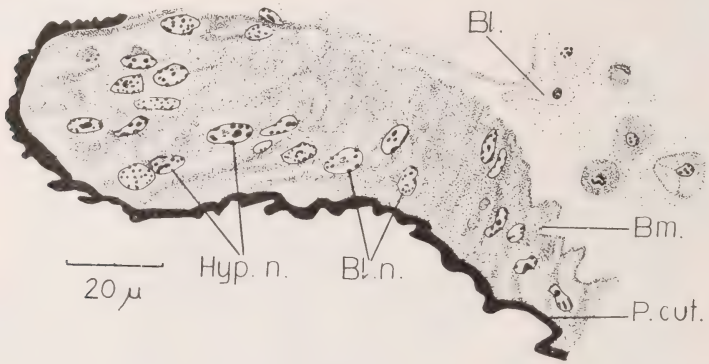


Abb. 10.

Phase F: Abschluss des Retraktionsstummels kurz vor dem Schlüpfen der Puppe.

Bl. n. = Kerne, die von Blutzellen herstammen.
Uebrige Bezeichnungen wie Abb. 9.

philem Plasma und kleinen Kernen. Beide Elemente sind schon durch eine gemeinsame Basalmembran von den im Innern des Retraktionsstummels liegenden Blutzellen getrennt. Die Abscheidung der pupalen Cuticula hat begonnen. Die Konstituierung der hypodermalen Abschlusschicht über dem Rest der ehemaligen Tracheenkieme beginnt zuerst in der Nähe des Lateralwulstes und erst etwas später an den übrigen Teilen des Stummels, zuletzt an dessen Spitze, die sich nach innen eindellt (Abb. 11 *b*).

Kurz vor dem Schlüpfen der Puppe hat das gesamte Plasma eine wabige Struktur und ist einheitlich stark basophil (Abb. 10). Die

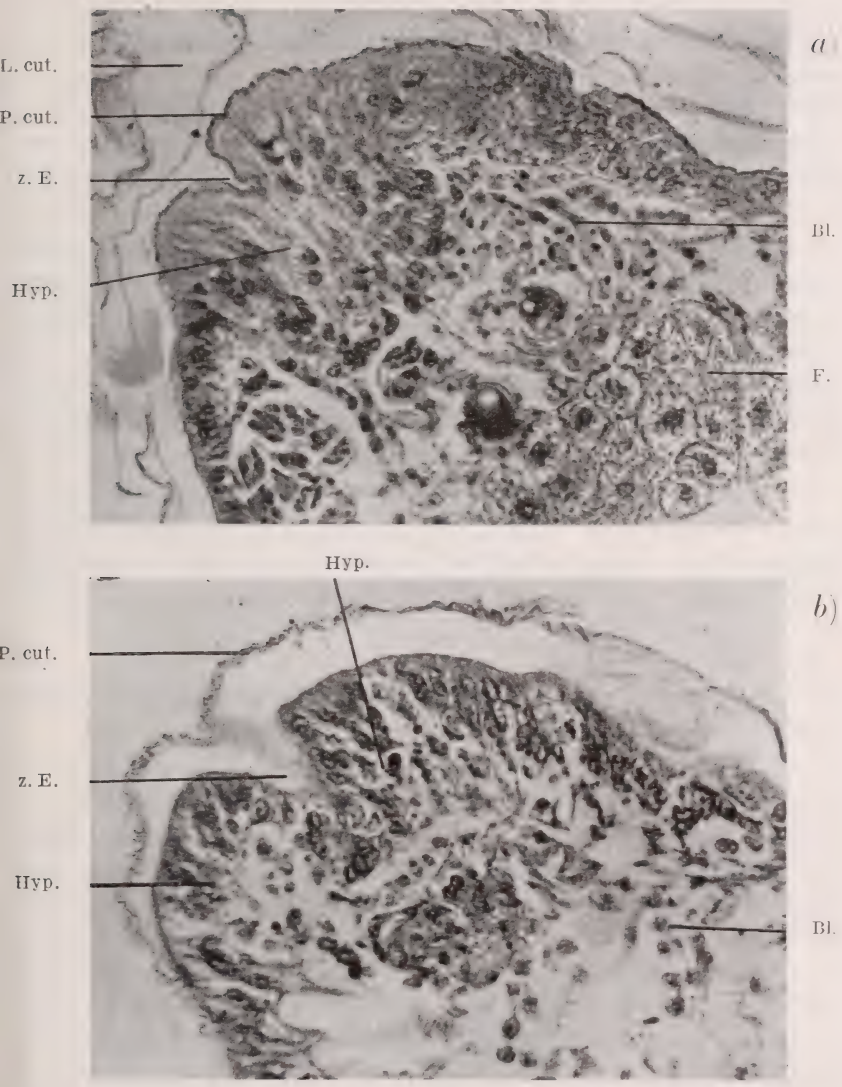


Abb. 11.

Kiemenretraktionsstummel:

a) Vor der Puppenhäutung.
b) Unmittelbar nach der Puppenhäutung.

(Mikrophoto.) Vergrösserung: *a*) 300 ×, *b*) 460 ×

z. E. = zentrale Eindellung des Retraktionsstummels; Hyp. = Hypodermis; Bl. = Blutzellen.

Uebrige Bezeichnungen wie auf Abb. 6.

Kerne verändern sich nur wenig, sodass auch jetzt noch die von der Hypodermis und die von den Blutzellen herstammenden teilweise unterschieden werden können.

Im Retraktionsfalle *a*), mit langem Stummel, konnte keine so intensive Beteiligung der Blutzellen am Aufbau der pupalen Abschlusschicht beobachtet werden, sodass sie in erster Linie von aus der Larve stammenden Hypodermiszellen gebildet wird.

Fall *b*), mit einem Retraktionsstummel von mittlerer Länge, wie er oben beschrieben wurde, mit starker Beteiligung der Blutzellen, zeigt auch Abbildung 11 *a*, hier mit der typischen Eindellung in der Spitze.

Im Falle *c*), vollständige Retraktion, ist der Abschluss mit weniger Aufwand herzustellen und die Aufbauprozesse beschränken sich auf das Zentrum der hier nur noch kleinen, scheibenförmigen Retraktionsfläche. Die Beteiligung der Blutzellen ist gering.

Der Aufbau der Abschlusshypodermis ist also im Prinzip überall gleich. Die an die larvo-imaginale Hypodermis des Lateralwulstes anschliessenden Zellen bilden ein einschichtiges Epithel, das sich zentral, ausser im Falle *a*), zu einer mehrschichtigen, syncytialen Zellanhäufung verdickt.

Bis zum Schlüpfen der Puppe wird die pupale Cuticula noch etwas verdickt, bleibt aber über dem Retraktionsstummel immer sehr dünn (2—3 μ dick).

Die Vorgänge während des Puppenstadiums.

Sofort nach dem Schlüpfen der Puppe beginnt die Auflösung der aus larvalem Material bestehenden pupalen Abschlusschicht (Abb. 11 *b*). Im Plasma bilden sich Zusammenballungen, ein Teil der Kerne zerfällt. Die Abbauprodukte fallen nach der Auflösung der Basalmembran ins Hæmocœl, wo sie sich auflösen. Die nicht zerfallenden Zellen trennen sich ihrer Herkunft gemäss zu Blut- und Hypodermiszellen. Die Blutzellen verteilen sich im Hæmocœl, die Hypodermiszellen bilden wieder ein einschichtiges Epithel, das vom dritten Puppentage an die imaginale Cuticula abscheidet. Infolge dieses Abbaus verschwinden die noch vorhandenen Reste der Kiemenstummel vollständig. Die neue Abschlusschicht, deren Zellen also von der Kiemenhypodermis der Larve übernommen wurden, bildet die imaginale Hypodermis über der ehemaligen Kiemenöffnung. Sie verhält sich in ihrer weiteren Entwicklung gleich wie die larvo-imaginale Hypodermis.

Zusammenfassung.

Die Hypodermis der Tracheenkiemen zerfällt bis zur pupalen Umstimmung fast vollständig durch Autolyse. Die ins Kiemenlumen gefallenen Abbauprodukte werden durch Blutzellen phagocytiert. Die übrigbleibenden Hypodermiszellen bilden mit eingewanderten Blutzellen nach der pupalen Umstimmung die Abschlussschicht über dem Retraktionsstummel der Kieme und scheiden dort die pupale Cuticula ab. Die Art des Aufbaus dieser Schicht ist abhängig von der Dimension des von der Larve übernommenen Kiemenrestes.

Nach dem Schlüpfen der Puppe zerfällt die Abschlusschicht wieder, indem sich ein Teil der Zellen autolytisch auflöst, die restlichen sich wieder in Blutzellen und Hypodermiszellen trennen. Letztere bilden eine einschichtige Hypodermis, die die imaginale Cuticula abscheidet.

Die Mehrzahl der Hypodermiszellen der Larvenkieme sind also rein larval. Einige können sich aber durch die Metamorphose hindurchretten und bilden die Hypodermis an der Stelle, wo früher die Kiemen gestanden hatten.

Die larvo-imaginale Hypodermis.

Ausser an den deutlich umschriebenen Stellen der ausgesprochen larvalen Organe (Tracheenkiemen und Schwanzfaden), die während der Metamorphose vollständig abgebaut und an einigen Partien des Abdomenendes, wo die Geschlechtsanhänge aus Imaginalanlagen aufgebaut werden, ist die gesamte Hypodermis des Abdomens ihrer Bestimmung nach larvo-imaginal. Die sich in diesem Gewebe abspielenden Vorgänge seien an der Hypodermis des Lateralwulstes verfolgt (Abb. 12 *a—e*).

Von der Larve bis zum Schlüpfen der Puppe.

Der Aufbau der larvo-imaginalen Hypodermis ist demjenigen der larvalen völlig analog. Am Lateralwulst ist die Cuticula dicker als an der Kieme und besitzt eine Mächtigkeit von 8—10 μ (Abb. 12 *a*). Die Kerne sind etwas abgeplattet und haben verteiltes Chromatin. Im Plasma liegen zonenweise mehr oder weniger dicht braunschwarze Pigmentkörner. Die Intensität der Pigmentierung variiert individuell sehr stark, je nach der Intensität des Zeichnungsmusters. Die Cuticula ist glatt und trägt weder Borsten noch Haare.

Beim Uebergang zur Puppe machen diese larvo-imaginalen Teile der Körperwand eine gewöhnliche Häutung durch. Gleich zu Beginn der Metamorphose nimmt die Dicke der Hypodermis auf ca. 10 μ zu. In der Phase D, wenn die Abbau- und Retraktionsprozesse in der Kieme schon in vollem Gange sind, löst sich die Hypodermis von der Cuticula ab und sinkt etwas in die Tiefe. In der abgelösten

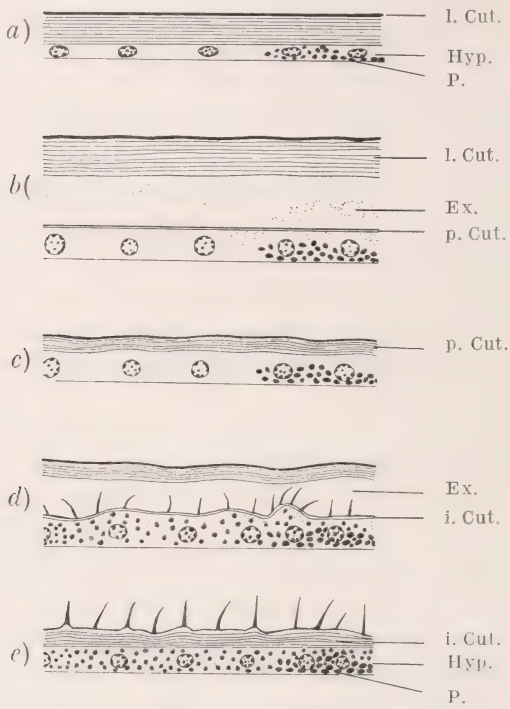


Abb. 12.

Verhalten der larvo-imaginalen Hypodermis während der Metamorphose. (Schema.)

l., p., i. Cut. = larvale, pupale, imaginale Cuticula; Hyp. = Hypodermis; Ex. = Exuvialraum; P. = Pigmentkörner.

Cuticula treten die gleichen Quellungserscheinungen auf wie in der Kiemencuticula.

Schon kurz vor der pupalen Umstimmung, vor allem aber nachher, wird die pupale Cuticula abgeschieden (Abb. 12 *b*). Sie ist bedeutend dünner als die larvale (3—4 μ dick) und schwach gewellt. Ausser um die Stigmenöffnung, wo einige echte Haare von beträcht-

licher Länge ausgebildet werden, trägt auch sie weder Borsten noch Haare.

Puppe—Imago.

Die Cuticula der frisch geschlüpften Puppe besteht wieder aus einer hellbraunen Exo- und einer ungefärbten, geschichteten Endocuticula (Abb. 12 *c*). Die Hypodermis bleibt ca. 10 μ dick und gleich wie in der Larve zonenweise pigmentiert. Das Plasma ist homogen, stellenweise gegen aussen etwas verdichtet.

Schon am Ende des ersten Puppentages löst sich die Hypodermis von der Cuticula ab. Auflösungserscheinungen, wie bei der larvalen Cuticula, treten nur schwach auf. Am Ende des zweiten und zu Beginn des dritten Puppentages erscheinen überall in der Hypodermis feine, hellbraune Pigmentkörner, die in den folgenden Tagen rasch dunkler werden.

Vom dritten Puppentage an wird die imaginale Cuticula abgeschieden (Abb. 12 *d*). Am vierten Puppentage sind schon überall die zahlreichen, von der Exocuticula gebildeten unechten Haare zu erkennen. Ausserdem entstehen in regelmässiger Verteilung einzelne echte Haare. Die imaginale Cuticula wird stark gefältelt angelegt, vor allem bei den Weibchen, sodass eine spätere Volumenzunahme des Abdomens, verursacht durch die gewaltige Eientwicklung, ohne weiteres möglich ist.

Nach dem Schlüpfen der Imago (Abb. 12 *e*) hat die Hypodermis eine Dicke von 6—8 μ. Sie ist stark pigmentiert. Das Pigment besteht aus kleinen, dunkelbraunen Körnern, die während der Puppenperiode gebildet wurden, und dazu zonenweise aus braunschwarzen, grösseren Pigmentkörnern, die von der Larve unverändert übernommen wurden. Die Pigmentierung kann so dicht werden, dass die Hypodermiskerne nicht mehr sichtbar sind. Die Mächtigkeit der Cuticula schwankt stark. Die Exocuticula ist auch hier hellbraun gefärbt und bildet viele falsche Haare. Die Endocuticula ist ungefärbt und geschichtet. Die echten Haare, die nur klein bleiben, werden durch trichogene Zellen gebildet, die wie die übrigen Hypodermiszellen pigmentiert sind.

Zusammenfassung.

Die larvo-imaginale Hypodermis macht während der Metamorphose keinerlei Verwandlungen, sondern lediglich zwei Häutungen

durch. Im Puppenstadium treten im Plasma braune Pigmentkörner auf. Die zonenweise vorhandene larvale Pigmentierung wird unverändert übernommen. Die pupale Cuticula wird nur schwach ausgebildet, die imaginale, die zahlreiche falsche Haare bildet, etwas stärker; doch steht sie an Mächtigkeit hinter derjenigen der Larve zurück.

Ein Ausstossen einzelner Hypodermiszellen oder von Plasmateilen findet nicht statt. Während der gesamten Vorgänge sind in der Hypodermis keine Zellgrenzen sichtbar, auch konnten nie Zellteilungen beobachtet werden.

Das Verhalten der Hypodermis während der Metamorphose bei anderen Insekten.

Die Metamorphosevorgänge in der Hypodermis wurden bis jetzt nur bei wenigen Insekten untersucht.

Bei den *Diptera* wird sie phagocytiert und durch eine imaginale Hypodermis, die schon in der Larve in Imaginalanlagen angelegt wurde, ersetzt (Pérez bei *Calliphora*, Robertson bei *Drosophila*).

Bei den *Lepidoptera* bleibt die larvale Hypodermis erhalten, doch werden sowohl in der Vorpuppenphase wie auch im Puppenstadium Teile der Zellsubstanz ins Innere der Larve abgestossen, sodass die Zusammensetzung der pupalen Hypodermis nicht gleich der larvalen, die imaginale nicht gleich der pupalen ist. Ausserdem vermehren sich die Zellen (Hufnagel bei *Hyponomeuta*).

Aehnlich verhält es sich nach Murray und Tiegs bei *Calandra (Coleoptera)*, wo ebenfalls Substanzabscheidung und Zellvermehrung beobachtet wurden.

Pojarkoff vermutet, dass die Zellen durch Abscheidung eines Teiles ihrer Substanz einen „Verjüngungsprozess" durchmachen. An der larvo-imaginalen Hypodermis von *Sialis* konnte weder Substanzabscheidung noch Zellvermehrung festgestellt werden. Sie geht nach zweimaliger Häutung und unter Ausbildung weiterer Pigmentkörner direkt in die Imago über. Die Hypodermis-Abschnitte hingegen, welche larvale Organe (Kiemen, Schwanzfaden) überziehen, werden durch Autolyse und Phagocytose vollständig abgebaut.

b) Die Tracheen des Lateralwulstes und der Kiemen.

Die larvale Kiementrachee.

Die Tracheen im Abdomen von *Sialis* haben den für die Insekten typischen Aufbau. Die Matrix ist dünn und vom Hæmocœl durch eine stark ausgebildete Basalmembran getrennt. Ihre Kerne sind rund und stark abgeplattet. Die Intima der Tracheen ist ca. 3 μ dick. Ihre Exocuticula bildet ins Tracheenlumen Verdickungen: den Spiralfaden. Die Tracheolen haben ein Lumen von 3—5 μ. Ihr Aufbau ist gleich wie derjenige der Tracheen, doch ist ihre Intima ungerillt.

Phase A.

Die Kiementrachee fällt durch ihr relativ weites Lumen auf. Der Hauptstamm endigt in der Spitze der Kieme, unmittelbar vor den trichogenen Zellen der Terminalhaare. Die von der Kiementrachee abzweigenden radiären Tracheen gabeln sich in mehrere Tracheolen, welche blind nahe der Hypodermis endigen, an welcher sie durch Ausläufer ihrer Basalmembran befestigt sind.

Phase B.

Vor Beginn der äusserlich sichtbaren Vorgänge wird die Matrix dicker. Ihre Kerne runden sich ab. Ihr Chromatin konzentriert sich auf wenige, vor allem randständige Körner. Hier und da werden Nucleoli sichtbar. Im Plasma entstehen einige Vakuolen. Die Intima quillt auf.

Phase C.

Die Intima löst sich nach und nach auf der ganzen Länge der Kiementrachee von der Matrix los. Dadurch verliert das chitinöse System an Festigkeit und zieht sich ein Stück weit gegen den Ansatz an der Stigmentrachee zurück. Dieser Rückzug macht sich vor allem in der Kiemenspitze bemerkbar. Auch die Intima der Seitentracheen, die mit der Haupttrachee fest verbunden ist, wird gleichzeitig zurückgezogen. In der Kiemenspitze sowie an den peripheren Teilen der Seitentracheen lösen sich die ohne Intima zurückbleibenden Matrixzellen auf. Die Kerne, die einen deutlichen Nucleolus zeigen, zerfallen. Das Plasma ballt sich zusammen. Die Zer-

fallsprodukte werden durch die Basalmembran zusammengehalten. Einige Blutzellen finden aber einen Zugang in das Innere des durch die Basalmembran gebildeten Rohres und beladen sich mit den in grosser Menge vorhandenen Abbauprodukten (Abb. 13 *a* und *b*). Das Tracheenrohr ist in den basalen Partien noch offen; in den äussern Kiementeilen, etwa vom dritten Kiemensegment an, wird

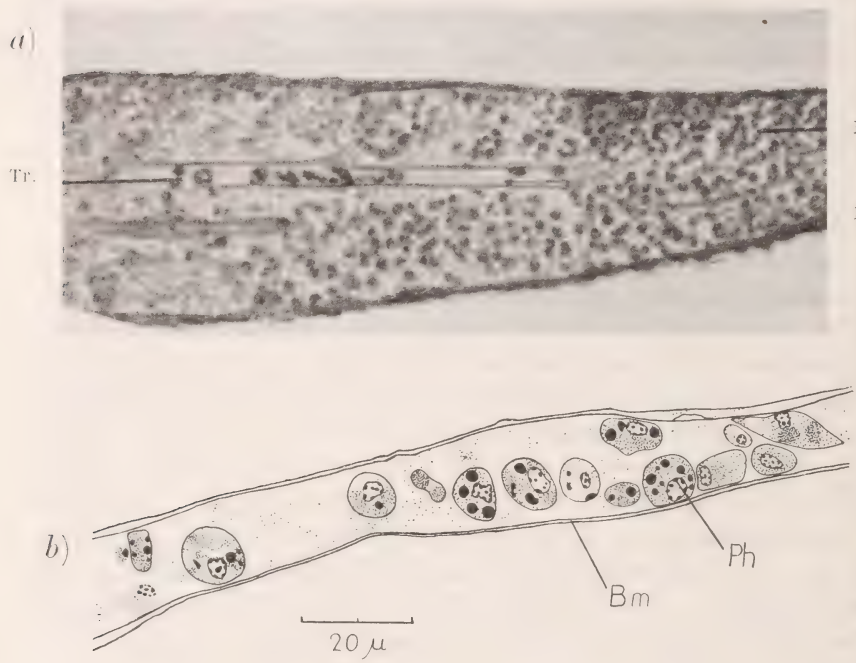


Abb. 13.

Abbau der Kiementrachee.
(Phase C.)

a) Uebersicht über den Retraktionsstummel. (Mikrophoto. Vergr. 200 ×.)
b) Phagocyten.

Hyp. = Hypodermis; Ph. = Phagocyten; Tr. = Tracheenrest mit Phagocyten; Bm. = Basalmembran der Kiementrachee.

das frühere Tracheenlumen von verquollener Intima vollständig ausgefüllt.

Phase D.

Die Intima ist bis kurz vor die Einmündung der Kiemen- in die Stigmentrachee zusammengefallen. Das unterste Stück der Kiemen-

trachee, das „Schaltstück", bleibt offen und verhält sich gleich wie die larvo-imaginalen Tracheen des Lateralwulstes. Die verquollene, chitinöse Masse wird in den Lateralwulst gepresst und vielfach zusammengeknäuelt. Der Abbau der Matrix geht in der oben beschriebenen Weise weiter.

Ganz besonders auffallend sind die Blutzellen, die zu den Resten der Matrixzellen eindringen konnten. Sie haben eine grosse Menge Abbauprodukte von Kernen und Plasma aufgenommen, sodass sie an Grösse erheblich, bis zu 15 μ Durchmesser, zunehmen (Abb. 13 *a*), und an die „Körnchenkugeln" der Fliegenmetamorphose erinnern, ohne aber deren Grösse zu erreichen (40 μ).

Die Intensität der Zusammenpressung der Intima in der Kiemenbasis (Abb. 14) zeigt, dass eine von der Kieme gegen den Lateralwulst gerichtete Kraft wirken muss. Ob diese allein durch die Verkürzung der Hypodermis und den durch diese Volumenverminderung verursachten Druck hervorgerufen wird, oder ob noch andere Faktoren mitwirken, konnte nicht entschieden werden.

Phase E.

Die Intima wird weiter zusammengepresst. Das äussere Ende des Knäuels liegt an der Grenze zwischen dem Lateralwulst und dem ersten Kiemensegment. In den basalen Teilen der Kiementrachee, die die Intima umschliessen, teilt sich die Matrix in zwei Zonen:

a) eine innere Schicht, die eine Hülle um die zusammengeknäuelte Intima bildet. Sie wird teilweise aufgelöst, nachdem die Intima nach der Puppenhäutung entfernt worden ist;

b) eine äussere Schicht, deren Zellen sofort zerfallen.

Eine analoge Trennung konnte schon bei der Kiemenhypodermis festgestellt werden (Hypodermis Phase D).

Phase F.

Die pupale Umstimmung bringt für die Kiementrachee keine wesentlichen Aenderungen. Die chitinöse Auskleidung des gesamten Tracheensystems der Kiemen ist auf engstem Raume im Lateralwulst zusammengedrängt und wird von einer einschichtigen Matrix umgeben, in welcher die Abbauprozesse aufgehört haben (Abb. 14). Es wird hier, im Gegensatz zu den imaginalen Tracheen, keine pupale Intima abgeschieden. Die Matrix der peripheren Tracheenteile

ist vollständig verschwunden; einige Reste der Basalmembranen liegen im Lateralwulst und werden dort allmählich aufgelöst.

Die frischgeschlüpfte Puppe.

Bei der Puppenhäutung wurde die Intima des gesamten Tracheensystems entfernt und gleichzeitig damit auch die Intima der Kiementrachee, die durch das Schaltstück und die Stigmenöffnung herausgezogen wurde. Die Reste der larvalen Matrix fallen zu-

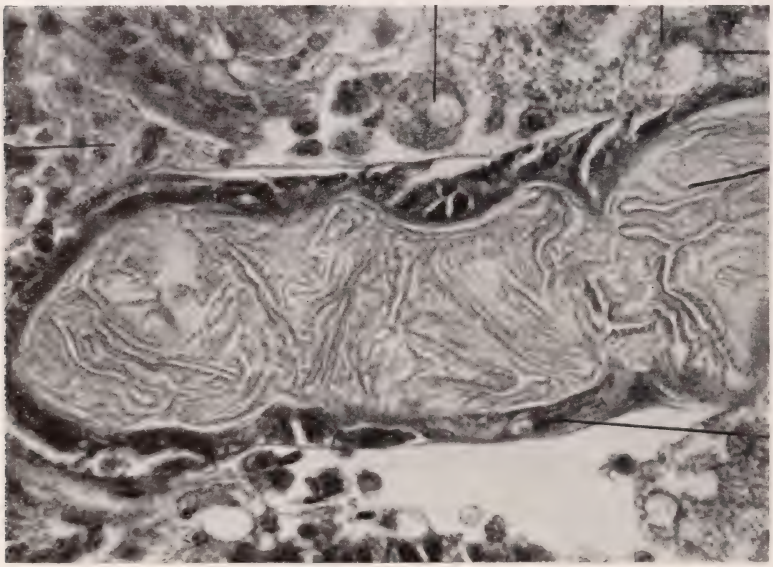


Abb. 14.
Abbau der Kiementrachee.
(Mikrophoto, Vergrösserung 520 ×.)
F. = Fettkörper; Int. = Zusammengedrängte Intima der Kiementrachee;
l. M. = larvale Matrix.

sammen. Ein Teil der Kerne löst sich auf. Plasmateile ballen sich zusammen und verschwinden ebenfalls.

Reste der Matrix der Kiementrachee bleiben aber immer erhalten und bilden ein kleines Säckchen, das durch das Schaltstück an der Stigmentrachee angehängt bleibt. Es umschliesst oft geringe Reste der larvalen Intima, die bei der Häutung zurückgeblieben sind.

Das Schaltstück wird von einer pupalen Intima ausgekleidet.

Puppe, dritter Tag.

Die übrigbleibenden Matrixzellen haben ein meist einschichtiges Epithel gebildet. Ihr Plasma ist basophil. Die übrig gebliebenen Kerne sind normal. Die Abbauprozesse haben aufgehört. Die eventuell im Innern liegenden Intimareste verfärben sich langsam gelb bis braun.

Puppe, sechster Tag.

Gleichzeitig mit der Abscheidung der imaginalen Intima durch die Körpertracheen erscheinen im Kiementracheenrest unregelmässig ausgebildete Chitinspangen. Es ist ausserordentlich auffällig, dass diese Ueberreste eines larvalen Organes noch die Fähigkeit zur Intimabildung besitzen. Eine pupale Intima wurde nicht gebildet.

Imago.

Auch in der Imago sind die Reste der larvalen Kiementrachee noch vorhanden. Am Schaltstück, das von einer braun gefärbten, imaginalen Intima ausgekleidet ist, hängt das Bläschen, das von den restlichen Matrixzellen gebildet wird und das teilweise von einer schwach und unregelmässig ausgebildeten imaginalen Intima ausgekleidet wird. Die eventuell vorhandenen Reste der larvalen Intima wurden auch bei der Häutung zur Imago nicht entfernt.

Die larvo-imaginalen Tracheen des Lateralwulstes.

Die larvo-imaginalen Tracheen sowie das Stigma werden während der Metamorphose zweimal gehäutet. Während der Umwandlung zur Puppe löst sich die Intima des zehnten Larvenstadiums in der Phase D von der Matrix ab. Die chitinösen Bestandteile verquellen nur wenig, sodass die Tracheenlumina immer offen bleiben.

Zur Zeit der pupalen Umstimmung und später wird eine pupale Intima abgeschieden, die etwas schwächer ausgebildet ist als diejenige der Larve. In der Stigmenanlage werden gleichzeitig die schon in der Larve vorhandenen Muskeln durch Vermehrung des Zellvolumens kräftiger. Die Haare des Reusenapparates werden länger ausgebildet als in der Larve. Am dritten bis vierten Puppentage trennen sich Matrix und Intima erneut, und vom fünften Puppentage an erscheint die imaginale Intima (Abb. 16), die im

Gegensatz zu der früheren farblosen dunkelbraun gefärbt ist. Das Lumen der Haupttracheenstämme weitet sich beträchtlich. Mit der Häutung zur Imago wird auch die Puppenintima entfernt.

Zusammenfassung.

Die larvale Kiementrachee wird abgebaut. Die Intima löst sich von der Matrix ab und wird im Lateralwulst auf kleinstem Raum zusammengepresst. Die Matrix zerfällt bis auf einen Rest, der die Intima im Lateralwulst umhüllt. Die Zerfallsprodukte werden von ihrer resistenteren Basalmembran eine Zeitlang zusammengehalten und dann durch Blutzellen phagocytiert. Die wenigen Blutzellen, die unter die Basalmembran gelangen, nehmen soviel Zerfallstoffe auf, dass sie an Grösse stark zunehmen und an die „Körnchenkugeln" der Fliegenmetamorphose erinnern. Bei der Puppenhäutung wird die larvale Intima aus dem Lateralwulst entfernt. Ein Rest der Matrix der Kiementrachee bleibt bis in die Imago erhalten. Die larvo-imaginalen Tracheen bilden eine pupale Intima, die wieder abgestossen und durch eine imaginale, braun gefärbte Intima ersetzt wird. Im Puppenstadium wird das Lumen der imaginalen Tracheen beträchtlich erweitert.

Das Verhalten des Tracheensystems während der Metamorphose bei andern Insekten.

Auch bei andern Insekten verhält sich das Tracheensystem ähnlich wie die Hypodermis, doch wurden diese Vorgänge bis jetzt nur selten beschrieben.

Bei *Calliphora* (Pérez) werden die Tracheen teilweise abgebaut, teilweise in die Imago übernommen. Beim Abbau wird die Intima handharmonikaartig zusammengepresst, die Matrix von Körnchenkugeln phagocytiert. Bei den larvo-imaginalen Tracheen wird die Matrix abgebaut und durch neue Zellen ersetzt, die wahrscheinlich aus Imaginalanlagen oder aus Matrixzellen, die sich wieder zu teilen beginnen, stammen. Eventuell werden auch larvale Zellen direkt übernommen. Während der Metamorphose wird nur einmal eine neue Intima gebildet, die die larvale ersetzt.

Bei *Calandra (Coleoptera)* (Murray und Tiegs) werden, wie bei der Hypodermis, einzelne Zellbestandteile ausgestossen. Es wird eine pupale und eine imaginale Intima gebildet.

c) Der Kiemennerv.

Der Kiemennerv wird gleichzeitig mit der Matrix der Trachee von der Spitze her abgebaut. Er zerfällt in kleine, stark chromophile Körner, die von den Blutzellen phagocytiert werden.

Weitere Angaben können bei der in dieser Arbeit angewandten Methode nicht gemacht werden.

d) Die Muskeln des Lateralwulstes und der Kiemen.

Phase A.

Alle Muskeln im Abdomen der reifen Larve von *Sialis* zeigen den für Insekten typischen Bau mit deutlicher Querstreifung.

Es lassen sich zwei Muskelfasertypen unterscheiden:

a) Muskelfasern, deren Fibrillen von einem meist einseitigen Sarcoplasmasaum umgeben sind, Kerne fast ausschliesslich im Sarcoplasmasaum; z. B.: Kleine segmentale Längsmuskeln und vertikale Muskeln des Abdomens; der dorsale Kiemenmuskel.

b) Muskelfasern mit nur dünnem, unregelmässigem Plasmasaum. Die Muskelkerne sind randständig oder zwischen den Fibrillen verteilt; z. B.: Alle grossen segmentalen Längsmuskeln des Abdomens; der ventrale Kiemenmuskel.

Zwischen diesen Typen bestehen Uebergänge, wie sie z. B. an den Kiemenbasismuskeln zu sehen sind.

Im allgemeinen haben die kräftiger ausgebildeten Muskeln die unter *a*) beschriebenen Merkmale, die schwächer ausgebildeten die des Typ *b*).

Der Abbau der larvalen Kiemenmuskeln während der Metamorphose.

Alle Muskeln, die sich an der Bewegung der Kieme beteiligen, (Abb. 4) werden während der Metamorphose abgebaut. Sie sind also rein larvaler Bestimmung.

Phase B.

Keine Veränderung.

Phase C.

Wohl als Folge von Quellungserscheinungen werden beim dorsalen Kiemenmuskel der Plasmasaum breiter, beim ventralen und

beim grossen Kiemenmuskel die vorher eng zusammenliegenden Muskelfibrillen gelockert.

Einzelne der kleinen Kiemenbasismuskeln sind schon zerfallen (Abb. 15 *a*). Der Abbau geht so rasch vor sich, dass Einzelheiten nicht beobachtet werden konnten. Als Ueberreste der abgebauten Muskeln findet man nur noch eine von ihrem resistenteren Sarcolemm umschlossene Anhäufung von Blutzellen, die in sich Reste phagocytierter Sarcolyten aufweisen. Ausserdem liegen zwischen den Blutzellen noch einige nicht aufgenommene Sarcolyte.

Schon in dieser frühen Phase der Metamorphose bestehen zwischen Tieren, deren Kiemenretraktion von aussen gesehen gleichweit fortgeschritten ist, beträchtliche Differenzen im Ablauf der histologischen Veränderungen, die beim Muskelabbau am deutlichsten festzustellen sind.

Die Abbauvorgänge beginnen an den Kiemen des siebenten Abdominalsegmentes und erst etwas später in caudo-cephaler Reihenfolge in den andern, sodass schon deshalb die Abbauvorgänge in den hintern Kiemen etwas vorauseilen. Es konnte aber ausserdem die Feststellung gemacht werden, dass häufig einzelne oder mehrere Kiemen nicht mit den andern Schritt halten, sondern in ihren Abbauprozessen vom durchschnittlichen Stand erheblich abweichen. Es ist durchaus möglich, dass diese Unregelmässigkeiten durch die experimentell verfrühte Metamorphoseauslösung verursacht werden. Vielleicht wird auch durch solche Differenzen später bei ca. 15% der Tiere eine normale Puppenhäutung verhindert (Unfähigkeit, die ganze Larvencuticula oder einzelne Teile davon abzuwerfen).

Phase D.

Nachdem sich die Kiemenhypodermis überall von der Cuticula abgehoben hat, werden zuletzt auch die distalen Ansatzstellen der Kiemen abgelöst. Damit wird ihre Funktion unwirksam. Gleichzeitig machen sich in beiden Muskeln Auflösungserscheinungen bemerkbar.

Das Sarcoplasma des ventralen Kiemenmuskels löst sich auf. Die Muskelkerne sind klein, mit dichtem Chromatin und liegen zwischen den stark gelockerten Fibrillen, die durch das Sarcolemm noch zusammengehalten werden.

Im dorsalen Kiemenmuskel ballt sich das Sarcoplasma zusam-

men. Ein Teil der Muskelkerne löst sich schon im Plasma auf. Die andern haben ein normales Aussehen bewahrt und liegen zwischen den Myofibrillen, deren Färbbarkeit sich ändert. Früher waren sie eosinophil, jetzt werden sie nach und nach basophil. In der Umgebung der distalen Insertionen wird die Querstreifung unregelmässig und undeutlich. Stellenweise zerfallen die Fibrillenbündel zu Sarcolyten. An der ehemaligen Insertionsstelle gelingt es auch einigen Blutzellen, die in grosser Zahl in der Kieme liegen, unter das Sarcolemm einzudringen. Sie zeigen aber noch keine Einschlüsse.

Die Insertionen des grossen Kiemenbasismuskels sind noch intakt, und die Auflösungserscheinungen sind hier seit der Phase C nicht weiter fortgeschritten.

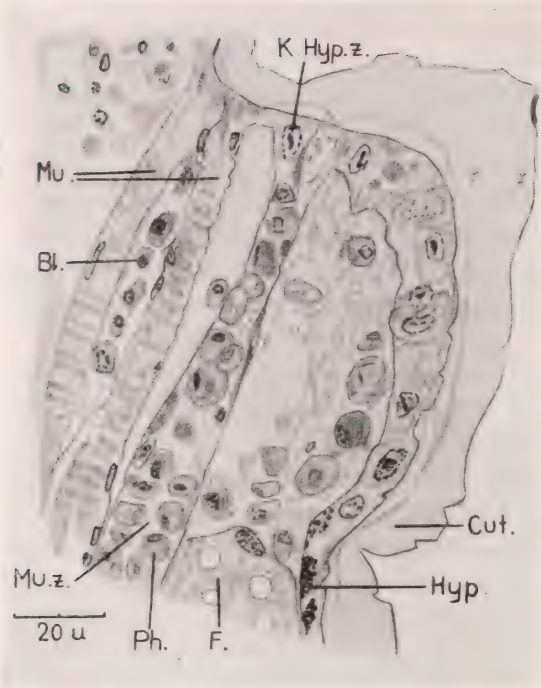
Sämtliche kleinen Kiemenbasismuskeln sind abgebaut. Ihr Sarcolemm liegt lose im Lateralwulst, auf der Dorsalseite noch in Verbindung mit der Hypodermis und umschliesst zahlreiche Phagocyten.

Phase E.

Der Abbau der Kiemenmuskeln geht schnell weiter. Das zusammengeballte Plasma des dorsalen Kiemenmuskels ist nicht mehr sichtbar. Der Zerfall der Kiemenmuskeln in Sarcolyten breitet sich in die basalen Partien aus. Die Färbbarkeit der ehemaligen kontraktilen Substanz ist jetzt einheitlich basophil. Die noch zu kleineren Stücken zerfallenden Sarcolyten werden in den distalen Teilen von den zahlreichen, von der Insertionsstelle her unter das lose Sarcolemm vorgedrungenen Blutzellen phagocytiert. Abbildung 15 *b* zeigt den distalen Teil eines dorsalen Kiemenmuskels. Die Sarcolyten haben zum Teil noch schwache Querstreifung, zum Teil sind sie schon zu einer strukturlosen Masse zerfallen. Zahlreiche Blutzellen liegen in der Nähe der Sarcolyten und sind infolge der Aufnahme vieler Zerfallsprodukte bedeutend grösser geworden. Das Sarcolemm ist noch zum grössten Teil erhalten.

Die proximalen Ansätze der Kiemenmuskeln wurden zusammen mit der Hypodermis von der Larvencuticula abgehoben. In diesen Teilen des Muskels werden die Sarcolyten vom intakten Sarcolemm zusammengehalten und die Blutzellen sind nicht imstande, das Sarcolemm zu durchbrechen. Sie dringen nur langsam von der abgelösten Insertionsstelle her in die Tiefe. Die Tätigkeit der Blut-

zellen beschränkt sich also darauf, die direkt erreichbaren Sarcolyten aufzunehmen. Die für sie nicht erreichbaren, zuerst deutlich umgrenzten Sarcolyten lösen sich allmählich zu einer strukturlosen Masse auf, in welcher sich die nicht zerfallenen Muskelkerne verteilen. Diese Kerne behalten immer ihr normales Aussehen, und



a)

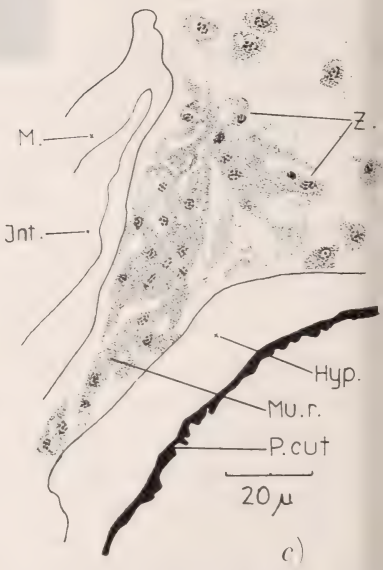


Abb. 15.

Abbau der larvalen Kiemenmuskeln.

a) Kleine Kiemenbasismuskeln (Phase C).
b) Distaler Teil eines dorsalen Kiemenmuskels (Phase E).
c) Rest des dorsalen Kiemenmuskels (Phase F).

Mu. = noch intakte Muskelbündel; Mu. z. = zerfallenes, phagocytiertes Muskelbündel; Hyp. = Hypodermis; K. Hyp. z. = zerfallende Hypodermiskerne; Cut. = Cuticula; Bl. = Blutzellen; Ph. = Phagocyten; F. = Fettkörper.

Mu. r. = Muskelrest in Auflösung; Bm. = Basalmembran der Hypodermis; Sm. = Sarcolemm.

M. = Matrix der Kiementrachee; Int. = Intima der Kiementrachee; Z. = Bildung neuer Zellen; P. cut. = pupale Cuticula.

es konnten bei ihnen weder strukturelle noch stoffliche Veränderungen festgestellt werden.

Beide Insertionen des grossen Kiemenbasismuskels sind mit der Hypodermis von der Cuticula abgehoben worden. Der nun einsetzende Zerfall geht sehr schnell vor sich, ist aber in dieser Phase noch nicht so weit fortgeschritten wie bei den Kiemenmuskeln. Seine Fibrillen sind noch meistens erhalten und zeigen schwache Querstreifung. Das Sarcoplasma ist nicht mehr nachweisbar.

Von den kleinen Kiemenbasismuskeln können höchstens noch einige Reste des Sarcolemms gefunden werden.

Phase F.

Bis zur pupalen Umstimmung geht der Abbau aller larvalen Muskeln weiter. In den proximalen Teilen der Kiemenmuskeln macht die Phagocytose sehr rasche Fortschritte.

Zur Zeit der pupalen Umstimmung hört auch an den Muskeln die Phagocytose auf, die Phagocyten verschwinden schnell, wohin ist nicht bekannt. Die Muskelreste verändern ihre Färbbarkeit schlagartig, indem sie wieder stark eosinophil werden. Die nicht zerfallenen Muskelkerne liegen regelmässig in der strukturlosen Masse verteilt und lassen um sich herum weniger intensiv gefärbte Plasmahöfe erkennen. An den an die Haemolymphe grenzenden Teilen lösen sich die Kerne mit einer meist vakuolisierten Plasmamasse ab und bilden so neue Zellen, die in die Haemolymphe gelangen und dort nicht mehr von den Blutzellen unterschieden werden können. Zur Zeit des Schlüpfens der Puppe verschwindet das noch teilweise vorhandene Sarcolemm vollends, womit eine rasche, vollständige Auflösung der Reste der larvalen Kiemenmuskeln beginnt (Abb.15*c*). Das weitere Schicksal der neu gebildeten Zellen ist nicht bekannt. Es liegt nahe, in ihnen Myoblasten zu vermuten, die zum Aufbau von imaginalen Muskeln (z. B. im Lateralwulst, S. 56) verwendet werden, doch liegen dafür keine direkten Beweise vor.

Die frisch geschlüpfte Puppe.

Fast immer können noch Reste der larvalen Muskeln in Auflösung gefunden werden. Vom zweiten Puppentag an sind aber alle Spuren der larvalen Kiemenmuskeln verschwunden.

Die larvo-imaginalen Muskeln des Lateralwulstes.

Zahlreiche starke und schwache Muskeln verlaufen im Abdomen horizontal von Segmentgrenze zu Segmentgrenze, andere innerhalb der Segmente vertikal. Diese Muskeln verändern sich während der Metamorphose nicht, besitzen also larvo-imaginale Bestimmung.

Die imaginalen Muskeln des Lateralwulstes.

Im Puppenstadium entsteht im Lateralwulst, unmittelbar unter der Hypodermis, eine Schicht vertikal verlaufender, schwacher Muskeln. Am zweiten und dritten Puppentag, nach vollzogener Trennung von Hypodermis und Puppencuticula, treten kleine, basophile Zellen, Myoblasten, mit relativ grossem Kern auf, die der Basalmembran der Hypodermis eng anliegen. Diese Zellen strecken sich am dritten und vierten Puppentag. Die Zahl der Kerne nimmt stark zu. Es konnten aber während der ganzen Bildungszeit weder Zell- noch Kernteilungsphasen gesehen werden. Sie dehnen sich in dorso-ventraler Richtung aus. Die Färbbarkeit ändert sich am vierten bis sechsten Tag und wird eosinophil. Im Plasma differenzieren sich die Fibrillen, an denen aber nur selten eine Querstreifung schwach angedeutet ist. Die Kerne, die einen grossen Nucleolus haben, liegen zwischen den Fibrillen oder im schwach ausgebildeten Plasmasaum.

Diese Muskeln, die nur in den acht vorderen Abdominalsegmenten ausgebildet werden, also in allen Segmenten mit Stigmen, inserieren dorsal und ventral vom Lateralwulst (Abb. 16). Ihre Funktion ist nicht sicher bekannt. Sie werden bei beiden Geschlechtern gleich stark ausgebildet. Möglicherweise sind es Atemmuskeln, die durch Kontraktion das Volumen des Abdomens verkleinern und dadurch die Luft aus den Tracheen pressen können.

Zusammenfassung.

Der grösste Teil der Abdominalmuskulatur von *Sialis* ist larvo-imaginal. Die vier Kiemenmuskeln sind larval und werden in der Vorpuppenphase mit der Kieme abgebaut. Der Abbau verläuft so, dass die Muskelinsertionen mit der Hypodermis von der Larvencuticula abgehoben werden. Die Muskeln zerfallen zu Sarcolyten, das Plasma löst sich auf. Die Sarcolyten werden teils durch Blutzellen phagocytiert, die an den ehemaligen Insertionsstellen unter das resistentere Sarcolemm eindringen, teils lösen sie sich ohne

nachfolgende Phagocytose auf. Ein aktives Durchbrechen der Blutzellen durch das Sarcolemm findet nicht statt. Ein Teil der Muskelkerne zerfällt. Die nicht zerfallenden gelangen zwischen die Sarcolyten. Mit der pupalen Umstimmung werden die phagocytären Prozesse abgebrochen. Die noch vorhandenen Sarcolyten lösen sich vollständig zu einer strukturlosen Masse auf, in welcher sich um die ehemaligen Muskelkerne Plasma herausdifferenziert, das mit diesen neue Zellen bildet. Diese gelangen zur Zeit des Schlüpfens der Puppe in die Haemolymphe, wo ihr Schicksal nicht weiter verfolgt werden konnte. Weitere noch vorhandene Reste der Masse lösen sich auf. Der Abbau ergreift zuerst die kleinen Kiemenbasismuskeln, deren Sarcolyten vollständig phagocytiert werden. Etwas später beginnt der Abbau des dorsalen und des ventralen Kiemenmuskels und zuletzt der des grossen Kiemenbasismuskels.

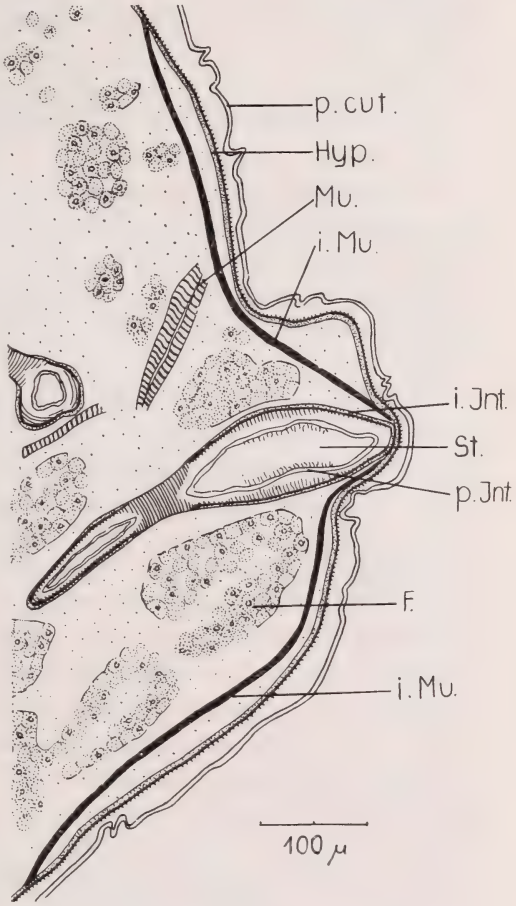


Abb. 16.

Bildung der imaginalen, dorso-ventralen Muskelschicht.

i. Mu. = imaginale, dorso-ventrale Muskelschicht; Mu. = larvo-imaginale Muskeln; St. = Stigma; p. Int., i. Int. = pupale, imaginale Intima des Stigmas.

Uebrige Bezeichnungen wie Abb. 15.

Im Puppenstadium werden im Lateralwulst aus Myoblasten unbekannter Herkunft besondere, imaginale, dorso-ventral verlaufende Muskeln aufgebaut. Sie dienen möglicherweise der Imago als Atemmuskeln.

Das Verhalten der Muskeln während der Metamorphose bei andern Insekten.

Ueber Ab- und Aufbau von Muskeln bei Insekten besteht eine reiche Literatur. Die Abbauvorgänge verlaufen verschieden, entweder unter aktiver Beteiligung der Blutzellen, die das Sarcolemm durchbrechen und die Muskelsubstanz phagocytieren (z. B. *Calliphora*, nach Pérez), oder ohne Mithilfe der Blutzellen, nur durch autolytische Auflösung (z. B. *Apis*, nach Oertel).

Zwischen diesen beiden Extremen der Möglichkeiten des Muskelabbaus wurden bei andern Insekten viele Zwischenstufen mit mehr oder weniger starker Beteiligung der Blutzellen beschrieben. Ich verzichte hier auf eine Aufzählung aller dieser Arbeiten, da sie bereits zusammengestellt wurden (z. B. Schmidt 1929, Oertel 1930).

In diesem Zusammenhang ist einzig die Arbeit von Munscheid (1933) über die Metamorphose des Labiums von Odonaten erwähnenswert. Das Labium macht dort, nach Munscheid, im Gegensatz zum ganzen übrigen Körper, der sich nach hemimetaboler Art umwandelt, eine holometabole Metamorphose durch. Die Abbauvorgänge der Muskulatur des Labiums entsprechen weitgehend meinen Beobachtungen bei *Sialis*. Zuerst zerfällt das Plasma, wodurch die kontraktile Substanz gelockert wird. Ein Teil der Muskelkerne, die sich nicht speziell erkennen lassen, umgibt sich mit Plasma und bildet Zellen, die bei der weiteren Auflockerung in die Haemolymphe gelangen, wo sie nicht mehr von den schon vorhandenen Blutzellen unterschieden werden können. Auch dort konnte ihr Schicksal nicht erkannt werden. Die kontraktile Substanz zerfällt zu Inseln, an denen die Querstreifung, im Gegensatz zu *Sialis*, sehr lange erhalten bleibt. Die nicht frei werdenden Kerne zerfallen. Eindringende Blutzellen phagocytieren die Reste des Muskels. Das Sarcolemm widersteht der Zerstörung am längsten. Der Aufbau der neuen Labialmuskeln geschieht bei den untersuchten Odonaten so rasch, dass keine Einzelheiten beobachtet werden konnten.

Diese Uebereinstimmung der Vorgänge ist nicht erstaunlich, denn sowohl die Muskeln des Labiums der Odonatenlarven, wie auch die Kiemenmuskeln von *Sialis* werden während der Metamorphose als larvale Organe abgebaut. Es handelt sich bei den Odonaten also nicht, wie Munscheid annimmt, um einen Gegen-

satz zwischen holo- und hemimetaboler Umwandlung, sondern um einen Fall indirekter Entwicklung, wobei die Muskeln des Labiums, als larvale Bildungen, abgebaut, die übrigen Gewebe, als larvo-imaginale Bildungen, von der Metamorphose nicht beeinflusst werden.

Sind die Tracheenkiemen von Sialis als Abdominalextremitäten aufzufassen ?

1896 beobachtete Heymons, dass schwache Muskeln in die basalen Teile der Tracheenkiemen reichen. Er schreibt darüber: „In ihren basalen Teilen enthalten die *Sialis*-Kiemen auch noch dauernd einen schwach entwickelten Muskel, welcher sich von dem ursprünglichen Gliedmassenmesoderm herleitet, gerade wie die echte Beinmuskulatur aus den in die thorakalen Gliedmassenknospen eingedrungenen Mesodermbestandteilen entstanden ist.“ An anderer Stelle schreibt er: „Der allmähliche Uebergang, man kann sagen, die durch ein starkes Auswachsen bedingte Umwandlung der abdominalen Extremitäten in Kiemenanhänge lässt sich bei *Sialis* Schritt für Schritt verfolgen.“

In der Arbeit von Heymons fehlen aber sämtliche Beweise für diese Aussagen. Es konnte auch, ausser den wenigen Angaben bei Seitz, nirgends eine Arbeit über die embryonale Kiemenentwicklung gefunden werden, sodass man diesen Bemerkungen Heymons, die später von Handlirsch (1928) und Weber (1933) übernommen wurden, rein spekulativen Charakter beimessen muss.

Deegener (1928) glaubt, im Gegensatz zu Heymons, dass die Tracheenkiemen von *Sialis* Neuerwerbungen seien, wobei allerdings ein Zusammenhang mit Beinrudimenten möglich sei.

1937 und 1941 versucht Seitz die Angaben von Heymons durch einen Vergleich der Kiemenmuskeln mit der Muskulatur von Coxa und Femur des Thorakalbeines zu beweisen. Der von Seitz beschriebene Verlauf der Kiemenmuskeln (Seitz 1941, Abb. 45) widerspricht aber den Beobachtungen von Perfiljev und mir (Abb. 4). Die an der Grenze des ersten zum zweiten Kiemen-„segment“ inserierenden Muskeln verlaufen ins Körperinnere und nicht zur Basis des ersten Kiemensegmentes, wie Seitz angibt. Aber auch abgesehen davon kann der Beweis einer Homologie von Tracheenkiemen und Abdominalextremitäten nicht durch den Vergleich der Muskellagerung in einem thorakalen Schreitbein und in

der Kieme der fertig entwickelten Larve gebracht werden. SEITZ zeigt nur, dass die Muskellagerung in einem Scharniergelenk mit Exoskelett sehr ähnlich sein kann, wobei der nicht richtig beobachtete Verlauf der Kiemenmuskeln diese Aehnlichkeit noch erhöht.

Ausserdem wurde schon früher darauf hingewiesen (S. 24), dass die Segmentierung der Kiemen vielmehr eine rein äusserliche Kerbung darstellt, dass auch der Kiemencuticula jede Differenzierung in segmentale und intersegmentale Zonen fehlt. Im Gegensatz dazu sind die verschiedenen Glieder der thorakalen Gliedmassen und die dazwischen liegenden Gelenke strukturell voneinander gesondert.

Auch die rein äusserliche Beobachtung von SEITZ über die Entstehung der Tracheenkiemen im Embryo ist nicht beweiskräftig. Sie zeigt nur eine Aehnlichkeit im Entstehungsort, die schon anhand der definitiven Stellung der Tracheenkiemen zu erwarten war.

Sicher bewiesen ist dagegen das vollständig verschiedene Verhalten während der Metamorphose. Die Thorakalbeine der Larve werden ohne wesentliche strukturelle Veränderungen von der Imago übernommen, sie sind also larvo-imaginal. Im Gegensatz dazu sind die Tracheenkiemen rein larval, zu einer nur für das Larvenleben notwendigen Funktion spezialisiert, verhalten sich also in ihrer Grundstruktur vollständig verschieden von der der Thorakalextremität.

Nach den heutigen Kenntnissen über die Struktur der Tracheenkiemen von *Sialis* muss folglich eine Homologie mit Abdominalextremitäten als äusserst fraglich angesehen werden.

e) DIE OENOCYTEN.

Die Oenocyten von *Sialis*, deren Lage schon früher (S. 25) beschrieben wurde, sind kugelige Zellen von 120 bis 180 μ Durchmesser. Sie durchlaufen während der Umwandlung der Larve zur Puppe zwei Sekretionsphasen, die bei der Besprechung des Feinbaus der Tracheenkiemen und des Lateralwulstes und deren Veränderung während der Metamorphose (S. 20—33) erwähnt wurden.

Im Puppenstadium bleiben die Oenocyten passiv. Sie nehmen an Grösse ab und werden teilweise durch andere Organe zusammengepresst. Sie werden aber nie abgebaut, sondern von der Imago übernommen. Die Konstanz der Tätigkeitsphasen in der Umwand-

lungszeit der Larve zur Puppe macht einen Zusammenhang mit den Vorgängen der Metamorphose sehr wahrscheinlich, doch konnte ihre Funktion bis jetzt nicht erkannt werden. Die durchgeführten Schnürungen an Larven (Geigy und Ochsé, 1940) zeigen aber immerhin, dass sie nicht die Spender eines die Metamorphose auslösenden Wirkstoffes sein können, da sie nach den Schnürungen alle, oder wenigstens in der Mehrzahl, in dem Körperteil lagen, der die Verpuppung nicht beginnen konnte.

Es soll später versucht werden, auf experimentellem Wege der Frage nach der Funktion der Oenocyten bei *Sialis* näher zu kommen.

f) Der Fettkörper.

Ueber die histologischen Vorgänge im Fettkörper während der Metamorphose können folgende Angaben gemacht werden:

Die Fettzellen sind bei der Larve zu einem Syncytium verschmolzen. Während der Vorpuppenphase findet ein Umbau der Speicherstoffe statt, der sich durch starke Zunahme der mit Eosin färbbaren Bestandteile bemerkbar macht. Nach der pupalen Umstimmung werden die Zellgrenzen sichtbar.

Zur Zeit der Puppenhäutung kugeln sich die Fettzellen vollständig ab. Nur wenige lösen sich aber von den Fettlappen los und werden dann mit der Körperflüssigkeit herumgeschwemmt (Abb.10).

Vom fünften Puppentag an wird der Fettkörper stark abgebaut. Die Zellen verlieren ihre Einschlüsse, der Stofftransport zu den gleichzeitig sich sehr stark entwickelnden Geschlechtsorganen geht über die Körperflüssigkeit, nicht mittels Blutzellen, die zu dieser Zeit schon weitgehend verschwunden sind.

Bei den Imagines liegen die Fettlappen, in denen die Grenzen der einzelnen Zellen noch sichtbar sind, auf kleinen Raum zusammengedrängt an der Körperwand.

Ein Ersatz der Fettzellen findet während der Metamorphose nicht statt. Sie besitzen also larvo-imaginale Bestimmung.

4. Der Schwanzfaden.

Der am Abdomen terminal stehende, bei der zweitjährigen Larve 4—6 mm lange Schwanzfaden ist fein gerillt. Er trägt beidseitig je zwei Zeilen langer Haare, an deren trichogenen Zellen Nerven

endigen, gleich wie in den trichogenen Zellen der Kiemen. Zwei feine Tracheen führen nach hinten. Sie verzweigen sich nur wenig und endigen etwa in der Mitte des Schwanzfadens. An der Basis inserieren einige schwache Muskeln, deren proximale Insertionen im neunten Abdominalsegment liegen. Bewegungen des Schwanzfadens konnten aber nicht beobachtet werden. Im Innern liegen zahlreiche Blutzellen, viel mehr als in den Kiemen, in der Basis oft auch kleine Fettkomplexe.

Die Abbauvorgänge im Schwanzfaden verlaufen analog denjenigen in den Tracheenkiemen. Die Hypodermis löst sich von der Cuticula ab und zieht sich gegen das Abdomenende zurück. Ein Teil der Hypodermiszellen zerfällt, während andere eine Abschlussschicht bilden. Die Tracheenintima wird zur Basis zusammengeschoben, die Matrix löst sich auf. Die Muskeln zerfallen sehr früh, ungefähr gleichzeitig mit den kleinen Kiemenbasismuskeln, zu Sarcolyten, die durch Blutzellen vollständig phagocytiert werden.

Zur Zeit der pupalen Umstimmung ist der Abbau des Schwanzfadens fast immer vollständig, sodass die Aufbauvorgänge zur Puppe gering sind. Nur ganz selten (Abb. 2 *b*) waren an Puppen noch kleine Schwanzfadenstummel zu sehen, die in den ersten Puppentagen, gleichzeitig mit den Resten der Tracheenkiemen abgebaut werden.

III. DIE INNEREN FAKTOREN DER VERPUPPUNG.

Es wurde schon bei anderen Insekten festgestellt, dass Häutungen und Metamorphose physiologisch gesteuert werden. Es lag deshalb nahe zu untersuchen, ob auch bei *Sialis* der plötzliche Abbau aller larvalen Bestandteile, wie er im vorausgehenden Kapitel für eine Region des Abdomens eingehend analysiert wurde, durch Wirkstoffe ausgelöst und gefördert werde. Die Tätigkeit eines solchen Wirkstoffes kann experimentell durch Schnürungen, Exstirpation und Transplantation sowie durch Parabiose nachgewiesen werden. Alle diese vier Methoden wurden bei *Sialis* angewandt.

1. Schnürungen von Sialis-Larven und -Puppen.

a) *Schnürungen von Larven.*

Die Ergebnisse dieser Untersuchungen wurden schon früher veröffentlicht (Geigy und Ochsé, 1940). Die damals erhaltenen Resultate seien hier kurz zusammengefasst:

Sialis-Larven wurden vor Beginn der äusserlich sichtbaren Metamorphose mit feinen Baumwollfäden in zwei Teile geschnürt. Die Resultate waren verschieden, je nach dem Ort, wo die Ligatur angelegt wurde.

Bei Schnürungen zwischen dem Kopf und dem ersten Thorakalsegment blieb der Kopf immer larval, auch in den seltenen Fällen, wo er nicht kurz vor oder nach Metamorphosebeginn abstarb. Der übrige Körper verpuppte sich normal.

Schnürungen zwischen den Abdominalsegmenten II und III verhinderten die Verpuppung des hinter der Schnürstelle gelegenen Abdomenteils, währenddem sich der vordere Teil normal verwandelte.

Schnürungen zwischen dem dritten Thoraxsegment und dem ersten Abdominalsegment ergaben bei wenigen Tieren eine unvollständige, schon auf frühen Stadien stehenbleibende Verpuppung der vor und hinter der Ligatur gelegenen Körperpartien. Die Mehrzahl der Tiere starb aber ohne jede Metamorphoseanzeichen.

Diese Resultate wurden nur dann erhalten, wenn die Schnürung wenigstens 4—5 Tage vor dem äusserlich sichtbaren Metamorphosebeginn angelegt wurde. Erfolgt sie 4—0 Tage vorher, so setzen auch in den abgeschnürten Teilen, an welchen normalerweise keine Metamorphose auftritt, mehr oder weniger weitgehende Verpuppungsvorgänge ein, und zwar umso weitergehend, je kürzer vor Metamorphosebeginn das Tier geschnürt wurde. Dieser Zeitpunkt, ca. 4—5 Tage vor dem äusserlich sichtbaren Metamorphosebeginn, wird „kritische Periode“ genannt. In dieser kritischen Periode beginnt die Tätigkeit des Wirkstoffes im Körper.

Schnürungen, die nach dem äusserlich sichtbaren Metamorphosebeginn angelegt werden, können den normalen Verlauf der Metamorphose nicht verhindern.

Aus diesen Resultaten konnten folgende Schlussfolgerungen gezogen werden:

a) Etwa fünf Tage vor Metamorphosebeginn wird im Körper der *Sialis*-Larve eine Emissionszone aktiv und gibt einen Wirkstoff ab, der für die Verwandlung der Larve zur Puppe notwendig ist.

b) Es scheint sich um einen die Verpuppung ganz allgemein fördernden Stoff zu handeln, der sowohl die Ablösung der Hypodermis von der Cuticula, wie auch die Abbauvorgänge der larvalen Organe zur Folge hat, eventuell sogar noch den Aufbau der Puppe steuert.

c) Dieser Wirkstoff scheint nicht nur den ersten Anstoss zur Metamorphose zu geben, sondern er muss während 4—5 Tagen, von der kritischen Periode bis zum Beginn der äusserlich sichtbaren Vorgänge, im Körper wirken, wenn die Verpuppung zu Ende geführt werden soll. Wird durch die Schnürung die Einwirkung frühzeitig unterbrochen, so entstehen Teilverpuppungen.

d) Nach diesen Ergebnissen war eine genaue Lokalisierung der Emissionszone nicht möglich, doch zeigten vor allem die Schnürungen zwischen dem dritten Thorakal- und dem ersten Abdominalsegment, dass sie etwa im Metathorax und im ersten Abdominalsegment zu suchen sein wird.

Diese Ergebnisse sind insofern auffallend, als die Anwesenheit des Kopfes für einen normalen Verlauf der Verwandlung zur Puppe nicht notwendig ist, was auch die später durchgeführten Parabiosen bestätigten. Das Gehirn selbst oder ihm anliegende Drüsen beeinflussen also den Ablauf der Verpuppung nicht, im Gegensatz zu der Ergebnissen von Wigglesworth an *Rhodnius (Hemiptera)*, Kühn und Piepho an *Ephestia*, Piepho an *Galleria* u. a.

b) *Schnürungen von Puppen.*

Zur weiteren Analyse der Tätigkeit des bei den Larvenschnürungen nachgewiesenen Wirkstoffes wurden Tiere während der Metamorphose zur Puppe oder als junge Puppen in verschiedenen Körpergegenden geschnürt (zwischen Kopf und Thorax I, Thorax III und Abdomen I, und in verschiedenen Abdomenregionen).

Alle diese Experimente zeigten, dass auf diese Weise der normale Ablauf der Metamorphose nicht verhindert werden kann. Auch vollständig voneinander getrennte Körperteile entwickelten sich normal weiter bis zur Imago (Abb. 17).

Daraus geht hervor, dass das bei den Larvenschnürungen festgestellte Zentrum für die Entwicklung der Puppe zur Imago nicht mehr notwendig ist. Entweder ist der zur Auslösung der Metamorphose notwendige Wirkstoff als solcher bis zur Fertigstellung der Imago tätig, oder es werden durch ihn in sämtlichen Körperpartien andere Stoffe mobilisiert, die dann mit Hilfe der Schnürmethode nicht festgestellt werden können.

Abb. 17.
Schnürungen an Puppen.

Abdomen, das am 1. Puppentag, nach Schnürung zwischen dem 2. und 3. Abdominalsegment, vom vorderen Körperteil abgetrennt wurde. Entwicklungsverlauf normal bis zur Imago. (Puppencuticula künstlich entfernt.)

2. Exstirpation und Transplantation von Ganglien des Bauchmarkes.

Nachdem nun die Körpergegend festgestellt worden war, in der das Emissionszentrum des Wirkstoffes liegen muss, das die Umwandlung der Larve zur Puppe steuert, wurde versucht, dieses noch genauer zu lokalisieren. Weder die morphologische, noch die histologische Untersuchung ergaben Anhaltspunkte. Auffällig war nur die Grösse des Ganglions des dritten Thorakalsegmentes (Abb. 18), das sich aber in seinem Aufbau nicht von den andern Ganglien unterschied, ausserdem das dichte Zusammenliegen der Ganglien der in Frage stehenden Körperzone.

Es wurde nun geprüft, ob nicht durch Exstirpation einzelner oder mehrerer Ganglien und durch Implantation dieser Ganglien in noch nicht metamorphosereife Larven die Metamorphose beeinflusst werden könne.

Methode.

Sialis-Larven, von denen man erwarten konnte, dass sie wenige Tage vor der kritischen Periode seien, wurden in Wasser gebracht, das mit einigen Tropfen Aether durchgeschüttelt worden war. Die Tiere wurden nach ca. 10 Minuten vollständig bewegungslos. Diese Narkose dauerte 1—2 Stunden und wurde von den Tieren ohne Schädigung ertragen.

Zur Operation wurden sie auf dem Rücken in einer mit trockenem Filtrierpapier ausgelegten Wachsschale durch kreuzweise schief eingesteckte Nadeln fixiert. Die sehr elastische, ventrale Körperdecke wurde mit zwei scharf zugespitzten, feinsten Uhrmacherpincetten über dem zu entfernenden Ganglion auf einer möglichst kurzen Strecke geöffnet. Nach Wegschieben, eventuell auch Entfernen der oberflächlichen, kleinen Fettlappen war das Ganglion sicher zu finden. Die Exstirpation eines einzelnen Ganglions bereitete anfänglich Mühe, konnte aber mit einiger Uebung sicher durchgeführt werden, nachdem die Konnektive vor und hinter dem Ganglion mit den Pincetten abgetrennt worden waren.

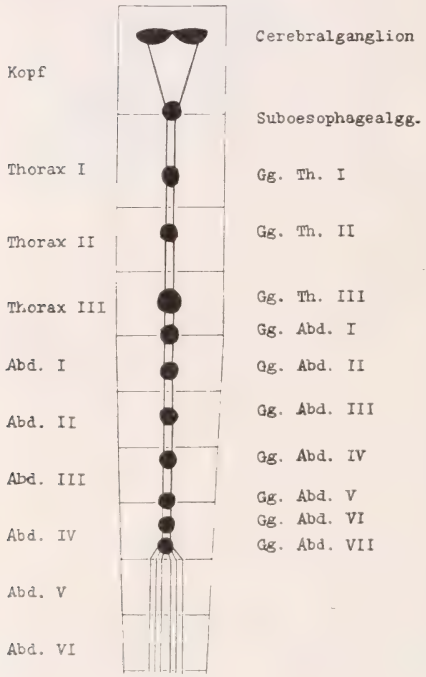


Abb. 18.
Schema des Nervensystems von *Sialis lutaria*.

Nach der Operation wurden die Wundränder zusammengepresst, die noch heraustretende Haemolymphe mit Filtrierpapier abgetupft und die Wunde mit dünnflüssigem Kollodium verschlossen. Die exstirpierten Ganglien wurden in gleicher Weise einem andern Tier meist ventral ins Abdomen implantiert. Dann wurden die Tiere in Brunnenwasser gebracht, das täglich erneuert wurde.

Bei den Vorversuchen wurden die Tiere während und nach der Operation in einer sterilen Ringer-Lewis-Lösung gehalten (NaCl 9,0; $CaCl_2$ 0,25; KCl 0,42; Aq. dest. 1000). Sie zeigten aber alle sehr schwere Entwicklungsstörungen, die zu unsicheren Resultaten führten (Passivität der Larven, viel kleinere Prozentzahl von Tieren, die mit der Metamorphose begannen als bei Tieren im Brunnenwasser und abnormaler Verlauf der Umwandlungsvorgänge).

Die gelungene Exstirpation eines oder mehrerer Ganglien konnte gut an den Lähmungserscheinungen geprüft werden, die genau segmentweise auftraten. Die hinter der Operationsstelle liegenden Abdomenteile zeigten weiterhin normale Bewegungen. Es kam mehrmals vor, dass operierte Tiere ihr eigenes Abdomen anfrassen und an den sich selbst beigebrachten Verletzungen zu Grunde gingen. Durch die Unterbrechung des Bauchmarkes sind solche Reize im Cerebralganglion nicht mehr realisierbar, sodass auch das Anfressen des eigenen Abdomens verständlich ist.

Ergebnisse.

In den Vorversuchen wurden jeweils mehrere Ganglien miteinander exstirpiert (die Ganglien des zweiten und dritten Thorakal- und ersten und zweiten Abdominalsegmentes). Da die Tiere in der Ringer-Lewis-Lösung gehalten wurden, schien es, dass infolge der Exstirpation die Metamorphose verhindert werden könne.

Bei Tieren, denen die Ganglien ins Abdomen implantiert wurden, trat die Metamorphose zeitlich normal auf. Die implantierten Ganglien konnten noch nach der Metamorphose des Wirtes unverändert, teilweise aber von Fettgewebe umhüllt, aufgefunden werden.

In den Hauptversuchen wurden die Ganglien des zweiten und dritten Thorakalsegmentes, sowie des ersten Abdominalsegmentes, einzeln exstipiert. Auf eine Implantation wurde hier nach den negativen Vorversuchen verzichtet.

a) *Exstirpation des Ganglions des Thorax II.*

Anzahl der operierten Larven: 15.

Acht Tiere begannen die Metamorphose 5—21 Tage nach der Operation. Der Verlauf der Metamorphose war normal. Die Larvenhaut sprang dorsal auf, doch konnte die Puppe infolge der Lähmung der Extremitäten des zweiten Thorakalsegmentes nicht selbst schlüpfen. Die Larvenhaut konnte aber, ausser an den Beinen und am Kopf, leicht abgeschält werden. Die Puppen entwickelten sich ohne Störungen weiter bis zur dunkel gefärbten Imago, die aber nicht schlüpfen konnte.

Drei Tiere starben kurz nach der Operation an den sich selbst beigebrachten Verletzungen am Abdomen.

Vier Tiere starben nach 10—30 Tagen nach der Operation ohne Metamorphoseanzeichen. Dieses Ausbleiben der Metamorphose wurde schon früher (1940) auch an nicht operierten Tieren beob-

achtet. Die Ursachen, die das Auftreten der Metamorphose verhindern, sind nicht bekannt.

b) *Exstirpation des Ganglions des Thorax III.*

Anzahl der operierten Larven: 36.

19 Larven begannen die Metamorphose 6—21 Tage nach der Operation, eine nach 2 Tagen. Fast alle Tiere, die die Metamorphose begannen, führten sie normal bis zur Puppe oder sogar bis zur Imago weiter. Auch hier konnten die Tiere aus den unter *a*) erwähnten Gründen nicht selbst schlüpfen.

15 Tiere starben 8—26 Tage nach der Operation ohne Metamorphoseanzeichen.

Ein Tier starb an den sich selbst beigebrachten Verletzungen.

c) *Exstirpation des Ganglions des ersten Abdominalsegmentes.*

Anzahl der operierten Larven: 15.

Sechs Tiere zeigten Metamorphose, die bei einem Tier bis zur fertigen Imago ging, die andern starben als Puppen oder fast fertig umgewandelte Larven.

Acht Tiere starben ohne Metamorphoseanzeichen.

Ein Tier starb an den sich selbst beigebrachten Verletzungen.

Aus diesen drei Exstirpationsserien geht hervor, dass die Ganglien der in Frage kommenden Körpergegend keinen Einfluss auf das Auftreten der Metamorphose haben. Das Emissionszentrum liegt also nicht in den Ganglien selbst, noch ist es von der Innervation durch diese Ganglien abhängig.

Mit diesen Experimenten war man der Frage der genauen Lokalisation des Emissionszentrums des Wirkstoffes nicht viel näher gekommen.

Bodenstein (1939 *c*) versuchte an Mottenlarven das Emissionszentrum des Wirkstoffes, das in der gleichen Körpergegend wie bei *Sialis* festgestellt worden war, ebenfalls durch Exstirpation und Transplantation einzelner oder mehrerer Ganglien genauer zu lokalisieren. Auch er hatte mit dieser Methode keinen Erfolg.

3. Parabiotische Larven.

Schon andere Autoren (Crampton, Hachlow, Wigglesworth, Bodenstein) benutzten die Methode der Verschmelzung dekapitierter Larvenkörper zur Vertiefung der Kenntnisse über die inneren Faktoren der Verpuppung.

Wenn der Wirkstoff, der durch die Schnürungen bei *Sialis* nachgewiesen werden konnte, hormonaler Natur ist, so müssen

a) die Verpuppungsvorgänge bei Larven, die mehr als fünf Tage vor dem äusserlich sichtbaren Metamorphosebeginn, also vor der kritischen Periode, verschmolzen werden, synchron verlaufen,

b) die Auslösung der Metamorphose in Larven, die vor der kritischen Periode mit solchen verschmolzen werden, deren Metamorphose bereits begonnen hat, möglich sein.

Methode.

Für den Versuch *a*) wurden zwei gleich alte Larven von verschiedener Grösse, deren Metamorphosebeginn nicht vor zehn Tagen zu erwarten war, mit Aether betäubt und auf dem Trockenen mit einer Iris-Schere dekapitiert.

Für den Versuch *b*) wurden eine Larve in einem frühen Metamorphosestadium (Phase B oder C) und eine sicher vor der kritischen Periode stehende, oder auch eine erstjährige Larve, ebenso behandelt.

Zur Erreichung der Parabiose wurde der Prothorax des kleineren Tieres in den Prothorax des grösseren geschoben, die Verschmelzungsstelle getrocknet und mit Kollodium abgedichtet. Um den Verlust an Haemolymphe auf ein Minimum zu beschränken, muss die Operation sehr schnell durchgeführt werden. Die Hauptschwierigkeit liegt hier darin, dass die Verschmelzungsstelle nur schwer vollständig geschlossen werden kann. Es erwies sich auch als günstig, das erste Beinpaar der beiden Larven mit Kollodium an den Thorax zu kleben, weil sie sonst ständig versuchen sich voneinander abzustossen, wodurch der Wundverschluss undicht wird. Nach der Operation wurden die verschmolzenen Larven sogleich in Brunnenwasser gebracht, das täglich erneuert wurde.

Ergebnisse.

Die Zahl der Larven, die wenige Tage nach der Operation eingingen, ist für *a* und *b* gross. Fast immer war bei diesen der Wundverschluss an der Verschmelzungsstelle nicht vollständig dicht, so-

dass sie langsam verbluteten. Immerhin zeigte das fast immer gleichzeitige Absterben der beiden Partner, dass an der Operationsstelle die Haemolymphe in den meisten Fällen gut kommunizieren konnte. (Bei abgeschnürten Körperteilen überlebt die eine Körperseite die andere oft um viele Tage.)

Wenn auch die Zahl der gelungenen Verschmelzungen nur klein war, so sind diese Fälle doch sehr aufschlussreich.

a) *Verschmelzung zweitjähriger Larven vor Metamorphosebeginn.*

Aus dem gleichen Fang stammende Larven beginnen die Metamorphose im Laboratorium nicht gleichzeitig (Geigy 1937), sondern mit beträchtlicher Streuung. Wenn deshalb ein synchroner Verlauf der Umwandlungsvorgänge bei mehreren parabiotischen Larven auftritt, ist ein zufälliges Zusammentreffen ausgeschlossen.

Zahl der miteinander verschmolzenen Larvenpaare .	125
1—5 Tage nach der Operation gestorben	99
Später als fünf Tage nach der Operation, aber ohne Metamorphoseanzeichen gestorben	20
Auswertbare Fälle mit Metamorphose	6

Es gelang in zwei Fällen, die beiden verschmolzenen Larven nach Metamorphosebeginn längere Zeit am Leben zu behalten. Einer dieser beiden Fälle, deren Metamorphoseverlauf genau übereinstimmt, sei hier anhand des Versuchsprotokolls geschildert.

Protokoll Nr. 1185.

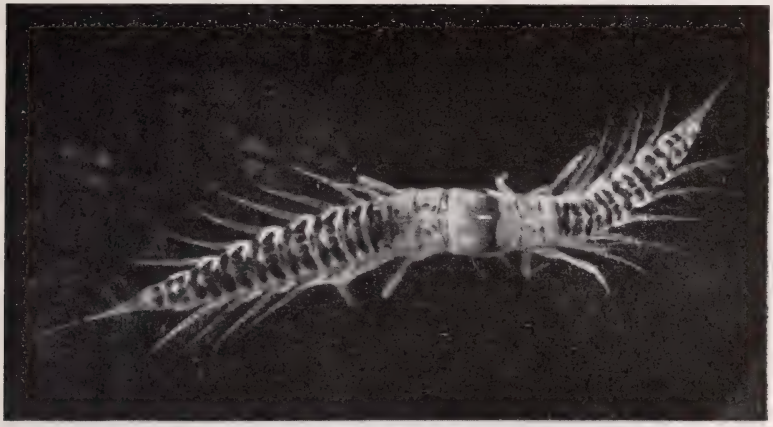
Fangdatum der Tiere: 30.XI.40.

Bis am 8.XII.40 zur Hemmung der Entwicklung in Temperaturen von 5—8° gehalten. Ab 8.XII in Zimmertemperatur bei 17—20°.

10.XII.40	Operation. Länge der verschmolzenen Tiere: 15 und 19 mm (Abb. 19 *a*).
21.XII	Metamorphosebeginn bei beiden Tieren.
30.XII	Retraktion des Kiemeninhaltes bis zur Kiemenbasis, bei beiden Partnern genau gleich weit.
3.I.41	Larvenhaut bei beiden Tieren, ausser an den Beinen, künstlich abgelöst. Puppenentwicklung normal (Abb. 19 *b*). Chitin und Kollodium auch über der Verschmelzungsstelle fast vollständig abgelöst. Die beiden Tiere sind verwachsen.

Leider wurde in beiden Fällen bei der Ablösung der Larvencuticula eines der Tiere verletzt, sodass sie 1—2 Tage später eingingen. Vom Beginn der Metamorphose bis zum Tode verlief die Entwicklung genau synchron.

a)



b)

Abb. 19.
Parabiotische Larven.

a) Kurz nach der Operation, vor Metamorphosebeginn.
b) Nach synchroner Entwicklung zur Puppe. Die beiden Partner sind vollständig normal ausgebildet. (Larvenhaut künstlich entfernt.)

In vier weiteren Fällen begannen die verschmolzenen Tiere ebenfalls mit der Metamorphose (6—19 Tage nach der Operation). Sie starben aber vor Erreichen des Puppenstadiums ab.

b) *Verschmelzung einer Larve nach Metamorphosebeginn mit einer solchen vor Metamorphosebeginn.*

Miteinander verschmolzene Larvenpaare	10
1—5 Tage nach der Operation gestorben	8
Auswertbare Fälle	2

Die zu diesen Versuchen verwendeten Larven, die noch keine Metamorphose zeigten, waren so klein, dass sie mit ziemlicher Sicherheit als erstjährig angesprochen werden dürfen. Es gelang mir aber leider bis heute nicht, ein äusserlich sichtbares, eindeutiges Merkmal zu finden, um erst- und zweitjährige Larven von 12—16 mm Länge sicher voneinander unterscheiden zu können.

In zwei Fällen konnten in dieser kleinen Larve die Metamorphosevorgänge ausgelöst werden. Die ersten sicheren Metamorphoseanzeichen wurden vier Tage nach der Operation sichtbar. Diese Zeit entspricht der bei den Schnürungen ermittelten Dauer vom Beginn der Wirkung des Wirkstoffes, von der kritischen Periode bis zu den äusserlich sichtbaren Metamorphosevorgängen.

Auch hier soll einer dieser Fälle anhand des Protokolls geschildert werden:

Protokoll Nr. 1495/96.
Fangdatum der Tiere: 19.XII.40.

31.XII.40 Operation. Grosse Larve 20 mm lang, mit sicheren Metamorphoseanzeichen (Retraktion der Tracheen bis ins dritte Kiemensegment (Phase C), noch keine Retraktion der Kiemenhypodermis). Kleine Larve 14 mm lang, ziemlich sicher erstjährig (nur gering entwickelter Fettkörper, keine Flügelanlagen im Thorax II und III sichtbar).

2.—5.I.41 Die Metamorphose des grossen Tieres ist schon so weit fortgeschritten, dass es an die Luft gebracht werden muss. Die beiden Larven wurden auf einem Objektträger festgebunden, der so ins Wasser gestellt wurde, dass das grosse Tier an der Luft, das kleine im Wasser

war, die Luft-Wasser-Grenze auf der Höhe der Verschmelzungsstelle.

3.I Erste, noch unsichere Metamorphoseanzeichen beim kleinen Tier (Tracheenspitzen in den Kiemen spiralig aufgewunden).

4.I Beginn der Metamorphose des kleinen Tieres sicher zu erkennen.

5.I Beide Tiere auf feuchte Watte an die Luft.

Abb. 20.

Parabiotische Larven.

Induktion der Metamorphose bei einer nicht reifen Larve durch eine solche, welche sichere Metamorphoseanzeichen zeigt. Die beiden Tiere sind fertig zur Puppe entwickelt. Die Larvencuticula wurde noch nicht entfernt. (Protokoll Nr. 1495/96.)

9.I Retraktion der larvalen Abdominalanhänge bei beiden Tieren vollständig (Abb. 20). Die Retraktion dürfte beim grossen Tier schon ca. am 6.I beendigt gewesen sein, doch fehlt eine genauere Beobachtung, da die Tiere so wenig wie möglich gestört wurden. Ohne sehr starkes Licht ist aber eine Detail-Beobachtung des Metamorphosestandes nicht möglich.

10.I Beide Tiere tot (wohl als Folge der durch die Beleuchtung beim Fotografieren verursachten Erwärmung).

Diese beiden gelungenen Verschmelzungen von Larven von verschiedenem Entwicklungsstand bilden einen weiteren Nachweis für die Tätigkeit des Wirkstoffes, der die Metamorphosevorgänge auslöst.

Leider kann nicht mit Sicherheit gesagt werden, dass hier erstjährige Larven zur Metamorphose gezwungen worden sind, da, wie schon oben bemerkt wurde, eine sichere Trennung der erst- und zweitjährigen Larven noch nicht möglich ist.

Durch Parabiose kann also ein Tier zu verfrühter Metamorphose gezwungen werden. Das Gewebe der *Sialis*-Larve scheint also jederzeit auf den die Metamorphosevorgänge steuernden Wirkstoff ansprechen zu können. Während der Periode des Heranreifens zur Metamorphose verändern sich demnach nicht die Gewebe im allgemeinen, sondern es braucht nur eine gewisse Zeit, bis das den Wirkstoff abgebende Gewebe in Tätigkeit treten kann.

Diese Versuche sollen später in grösseren Serien wiederholt werden, damit mit Sicherheit festgestellt werden kann, ob sogar schon erstjährige Larven durch Parabiose zur Metamorphose gezwungen werden können.

Trotz der kleinen Zahl von Verschmelzungen, die zu auswertbaren Resultaten führten, geht daraus dennoch hervor, dass der die Metamorphose auslösende Faktor, der von einem noch nicht klar lokalisierten Zentrum in der Gegend des dritten Thorakal- und ersten Abdominalsegmentes abgegeben wird, ein Wirkstoff sein muss. Seine Anwesenheit ist in einer bestimmten Konzentration nötig, damit in der Larve die Verpuppungsvorgänge ausgelöst und die Umwandlung zur Puppe und weiter bis zur Imago durchgeführt werden können.

Vom Beginn der Einwirkung des Stoffes ‚der „kritischen Periode", bis zum Beginn der äusserlich sichtbaren Metamorphosevorgänge verstreichen ca. vier Tage, nicht fünf, wie früher angenommen wurde (Geigy und Ochsé, 1940). Während dieser Zeit gehen im Tier aber bereits stoffliche Veränderungen vor sich, z. B. quellen die Hypodermis und die Matrix der Tracheen auf. Wenn durch Schnürungen in der Zeit zwischen kritischer Periode und äusserlich sichtbarem Metamorphosebeginn ein Körperteil vom Emissionszentrum abgetrennt wird, so kann sich dieser Teil, wohl infolge der

ungenügenden Konzentration des Wirkstoffes, im Zeitpunkt der Schnürung nicht vollständig verwandeln. Die Abbauprozesse beginnen normal, bleiben dann aber stehen. Zu ähnlichen Ergebnissen kamen auch Kühn und Piepho (1938) an *Ephestia*, ebenfalls nach Schnürungen.

Durch die Verschmelzung zweier Tiere vor der kritischen Periode (Versuch *a*) kann sich der Wirkstoff in beiden Partnern gleichzeitig ausbreiten, auch wenn er nur von einem Tier gebildet wird. Die Metamorphosevorgänge verlaufen synchron.

Nach der in Versuch *b* durchgeführten Verschmelzung gelangt der Wirkstoff von dem Tier, das sich schon in Metamorphose befindet (= Tier A) in das Tier, das noch vor der kritischen Periode steht, eventuell sogar nur erstjährig ist (= Tier B), in dem also noch kein Wirkstoff vorhanden sein kann und löst dadurch die Metamorphosevorgänge aus, die nach vier Tagen äusserlich sichtbar werden. Der Zeitpunkt der Verschmelzung versetzt das Tier B gleichsam in die kritische Periode. Der Wirkstoff wird bei ihm aber nicht durch ein Zentrum in der Gegend des dritten Thorakal- und ersten Abdominalsegments gebildet, sondern kommt durch die Blutverbindung aus dem Tier A, das schon mit der Metamorphose begonnen hat. Dort ist die Konzentration des Wirkstoffes so gross, dass sie ausreicht, damit auch in Tier B die Umwandlungsvorgänge normal ablaufen können.

Die Verbreitung des Wirkstoffes dürfte durch die Haemolymphe erfolgen. Wigglesworth (1934) an *Rhodnius* und Bodenstein (1938 *c*) an *Phryganidia* zeigten zwar, dass bei Verschmelzung eine synchrone Entwicklung nur dann auftritt, wenn zwischen den beiden Tieren eine Hypodermis-Verbindung besteht. Wird zwischen die Tiere ein Glasröhrenstück eingeschaltet, so verlaufen die Vorgänge nicht mehr synchron. Diese beiden Autoren konnten aber die Rolle der Hypodermis bei der Leitung des Wirkstoffes nicht erklären. Für *Sialis* erwies sich eine solche Versuchsanordnung bis jetzt aus technischen Gründen als undurchführbar. Es ist aber unwahrscheinlich, dass der Wirkstoff in der Hypodermis geleitet wird. Bei den an den Larven durchgeführten Schnürungen wird nur die Körperflüssigkeit getrennt. Die Hypodermis dürfte wenigstens stellenweise erhalten bleiben. Trotzdem kann eine auf diese Weise vom Zentrum abgetrennte Körperpartie sich nicht umwandeln.

Bodenstein (1939) bezweifelt überhaupt die Anwesenheit eines

„Hormons" und glaubt, dass alle diese Vorgänge auf einen Effekt der Sauerstoffkonzentration im Tier zurückgeführt werden können (Versuche an *Drosophila*). Bei *Sialis* ändert sich aber bei den durchgeschnürten und verschmolzenen Larven die Sauerstoffzufuhr für die Partner nicht, deren Stigmen sämtliche unverletzt bleiben. Ebensowenig können diese Fälle durch eine Sauerstoffkonzentration erklärt werden, wo durch Injektion von Haemolymphe eines Tieres, das sich in Metamorphose befindet, in einen vom Emissionszentrum abgetrennten Körperteil dieser zur Metamorphose angeregt werden konnte (vergleiche v. Buddenbrock, 1931, an Lepidopteren; Fraenkel, 1934 und 1935, und Plagge, 1939, an Dipteren).

Ausserdem gelang es Becker (1941), ein die Pupariumbildung auslösendes Hormongemisch aus Extrakt von *Calliphora* zur Zeit der Pupariumbildung mit chemischen Methoden anzureichern, doch konnten noch keine Angaben über die chemische Konstitution der Stoffe gemacht werden.

Es darf deshalb für *Sialis* daran festgehalten werden, dass ein Faktor hormonaler Natur die Metamorphosevorgänge auslöst. Eventuell ist er auch direkt oder indirekt dafür verantwortlich, dass die Umwandlung bis zur Imago durchgeführt werden kann, wenn der Stoff zur Zeit des äusserlich sichtbaren Metamorphosebeginns in genügender Konzentration vorhanden ist.

ZUSAMMENFASSUNG.

Die Schlammflorfliege, *Sialis lutaria* L. *(Megaloptera)*, hat eine holometabole Metamorphose mit einer Pupa libera. Die aquatile Larve ist der Imago schon recht ähnlich. Die einzigen, für die Larve typischen Organe sind die an den ersten sieben Abdominalsegmenten stehenden Tracheenkiemen, der terminale Schwanzfaden, die Larvenantennen und -Augen. Diese larvalen Organe verschwinden während der Zeit der Umwandlung der Larve zur Puppe. Die Puppe hat äusserlich sichtbare Flügelanlagen und die für die Imago typischen Antennen. Sämtliche Organe werden im Puppenstadium noch ausdifferenziert und ausgefärbt.

Diese äusserliche Aehnlichkeit zwischen Larve, Puppe und Imago lässt vermuten, dass auch die innern Vorgänge während der Metamorphose wenig tiefgreifend seien, viel weniger als z. B. bei den

bisher in erster Linie untersuchten Dipteren und Lepidopteren, wo die Larven einen ganz andern Körperbau haben als die Imagines, und wo auch ein grosser Teil der innern Organe während der Metamorphose umgebaut wird.

Mit dieser Arbeit soll der Beginn gemacht werden, eine schon lange empfundene Lücke in den Kenntnissen der Insektenmetamorphose auszufüllen, indem die innern Vorgänge einer Form mit wenig tiefgreifender Metamorphose untersucht wird. Hierzu eignete sich die Region der abdominalen Tracheenkiemen besonders gut. Es wurde vor allem das Verhalten der Hypodermis, der Tracheen und der Muskeln, ausserdem noch das des Kiemennervs, der Oenocyten und des Fettkörpers beobachtet.

Sämtliche Gewebe der Tracheenkiemen zerfallen in der Vorpuppenphase autolytisch. Die Zerfallreste werden durch Blutzellen, die zu Beginn der Metamorphose an Zahl stark zunehmen, phagocytiert. Die Abbauprozesse werden ca. zwei Tage vor dem Schlüpfen der Puppe plötzlich abgebrochen. Die Phagocyten, die bis dahin in grosser Zahl zwischen den sich in Abbau befindlichen Geweben lagen, verschwinden sehr rasch aus dem Blutbild. Dieser Umschwung in den innern Vorgängen wird „pupale Umstimmung" genannt. Sie tritt auch dann auf, wenn die larvalen Organe, wie das bei den Tracheenkiemen normalerweise der Fall ist, noch nicht fertig abgebaut sind. Die noch vorhandenen Reste werden später, d. h. nach dem Schlüpfen der Puppe, durch Autolyse vollends abgebaut. Phagocytose konnte nach der pupalen Umstimmung nie mehr beobachtet werden.

Der Abbau des Schwanzfadens geht gleich vor sich wie der der Kieme. Zur Zeit der pupalen Umstimmung ist er fast immer vollständig verschwunden.

Im abdominalen Lateralwulst, dem die Kiemen aufsitzen, wird im Puppenstadium eine dünne imaginale Muskelschicht aus neu auftretenden Myoblasten aufgebaut.

Die übrigen Gewebe und Organe des Abdomens werden, soweit untersucht, alle unverändert von der Larve übernommen.

Das grundsätzlich verschiedene Verhalten der Gewebe der Thorakalbeine und der Tracheenkiemen während der Metamorphose führt zu einer Ablehnung gewisser theoretischer Versuche, in den Kiemen homologe Organe zu Abdominalextremitäten sehen zu wollen.

Der wesentliche Unterschied in den innern Vorgängen während der Metamorphose von *Sialis* und z. B. einer Fliege besteht darin, dass bei *Sialis* der Anteil larvaler Bildungen am Aufbau des Larvenkörpers gering, bei den Fliegen dagegen sehr gross ist. Während der Metamorphose werden nur die wenigen für die Larve typischen Bildungen abgebaut. Die meisten übrigen Gewebe gehen unverändert in die Imago über, sind also larvo-imaginal. Die Aufbauvorgänge sind äusserst gering, nur die Muskelschicht im Lateralwulst konnte als imaginale Bildung erkannt werden. Bei der Fliege dagegen werden fast alle Gewebe, die den Larvenkörper bilden, abgebaut und der Körper der Imago weitgehend aus Imaginalscheiben neu aufgebaut.

Die histologischen Vorgänge des Ab- und Aufbaus dagegen sind sich in beiden Fällen prinzipiell sehr ähnlich.

Ausserdem wurde die Wirkungsweise innerer Faktoren auf den Beginn und den Verlauf der Metamorphose geprüft. Schnürungen an *Sialis*-Larven, deren Ergebnisse schon früher veröffentlicht wurden (Geigy und Ochsé, 1940), ergaben ein für den Beginn und normalen Verlauf der Metamorphose nötiges Zentrum in der Gegend des Thorax III und Abdomen I.

Neu durchgeführte Schnürungen an Puppen und während der Vorpuppenphase zeigten, dass dieses Zentrum zur Fertigstellung der Imago nicht mehr notwendig ist, wenn die Metamorphosevorgänge einmal äusserlich sichtbar in Gang gekommen sind.

Versuche, das Zentrum genauer zu lokalisieren, indem Ganglien aus der bei den Schnürungen ermittelten Körperregion exstirpiert und teilweise auch in andere Larven implantiert wurden, ergaben noch keine weitere Präzisierung hinsichtlich des Sitzes dieses Zentrums. Der Verlauf der Metamorphosevorgänge konnte so weder positiv noch negativ beeinflusst werden.

Parabioseversuche bestätigten und erweiterten die Ergebnisse der Schnürungen. Es scheint möglich zu sein, schon erstjährige Larven zur Metamorphose zu zwingen, indem man sie in Blutverbindung mit zweitjährigen Larven bringt, deren Metamorphose schon begonnen hat.

An den Tieren, die zu diesen Untersuchungen notwendig waren, konnten gleichzeitig Beobachtungen über Häutungen und Eintritt der Metamorphose gemacht werden. Die von Geigy (1937) beobachtete Verkürzung der Larvenzeit, die durch das Einbringen der Tiere

aus dem Seeschlamm ins Laboratorium hervorgerufen wird, entsteht dadurch, dass lediglich die Zeit nach der letzten Häutung im Oktober des zweiten Larvenjahres (Periode des Heranreifens zur Metamorphosebereitschaft) verkürzt wird. Es ist also durch Veränderung der Aussenbedingungen nicht möglich, die Larvenzeit noch weiter zu verkürzen, indem man die Larven schon im Laufe ihres ersten Lebensjahres ins Laboratorium bringt. Das zeitliche und numerische Auftreten der Larvenhäutungen verändert sich für die Mehrzahl der Tiere im Laboratorium nicht.

LITERATURVERZEICHNIS.

1941. Becker, E. *Ueber Versuche zur Anreicherung und physiologischen Charakterisierung des Wirkstoffes der Puparisierung.* Zool. Zbl., *61.*

1900. Berlese, A. *Considerazioni sulla fagocitosi negli Insetti metabolici.* Zool. Jb., *23.*

1901. —— *Vorgänge, welche während der Nymphosis der metabolischen Insekten vorkommen.* Zool. Jb., *24.*

1938*a*. Bodenstein, D. *Untersuchungen zum Metamorphoseproblem. I. Kombinierte Schnürungs- und Transplantationsexperimente an Drosophila.* Roux' Arch., *137.*

1938*c*. —— *Untersuchungen zum Metamorphoseproblem. III. Ueber die Entwicklung der Ovarien im thoraxlosen Puppenabdomen.* Biol. Zbl., *58.*

1939*a*. —— *Investigations on the problem of metamorphosis. IV. Developmental relations of interspecific organ transplants in Drosophila.* J. exp. Zool., *82.*

1939*b*. —— *Imaginal differentiation inaugurated by oxygen in Drosophila pupae.* Proc. Nat. Acad. Sci., *25.*

1939*c*. —— *Investigations on the problem of metamorphosis. V. Some factors determining the facet number in the Drosophila mutant Bar.* Genetics, *24.*

1909. Bruntz, L. *Nouvelles recherches sur l'excrétion et la phagocytose chez les Thysanoures.* Arch. Zool., *2.*

1930. v. Buddenbrock, W. *Beitrag zur Histologie und Physiologie der Raupenhäutung mit besonderer Berücksichtigung der Verson'schen Drüsen.* Z. Morph. u. Oek. Tiere, *18.*

1931. v. Buddenbrock, W. *Untersuchungen über die Häutungshormone der Schmetterlingsraupen.* Z. vergl. Physiol., *14.*

1832-1855. Burmeister, H. *Handbuch der Entomologie.*

1900. Crampton, H. *An experimental study upon Lepidoptera.* Roux' Arch., *9.*

1895. Cuénot, L. *Etudes physiologiques sur les Orthoptères.* Arch. Biol., *14.*

1928. Deegener, P. *Respirationsorgane der Insekten.* Schröder's Handb. d. Entomologie, Bd. 1.

1936. Du Bois, A.-M. *Recherches expérimentales sur la détermination de l'embryon dans l'œuf de Sialis lutaria, Neuroptera.* Rev. suisse Zool., *43.*

1938. —— *La détermination de l'ébauche embryonnaire chez Sialis lutaria L.* Rev. suisse Zool., *45.*

1935. Du Bois, A.-M. und Geigy, R. *Beiträge zur Oekologie, Fortpflanzungsbiologie und Metamorphose von Sialis lutaria L.* Rev. suisse Zool., *42.*

1940. Eglin, W. *Die Neuropteren der Umgebung von Basel.* Rev. suisse Zool., *37.*

1934. Fraenkel, G. *Pupations of Flies initiated by a hormone.* Nature, London, *133.*

1935. —— *A hormone causing pupation in the Blowfly Calliphora erythrocephala.* Proc. Roy. Soc. London, *118.*

1937. Geigy, R. *Beobachtungen über die Metamorphose von Sialis lutaria L.* Mitt. Schweiz. Entom. Ges., *17.*

1941. —— *Die Metamorphose als Folge gewebsspezifischer Determination.* Rev. suisse Zool., *48.*

1935. Geigy, R. und Du Bois, A.-M. *Sinnesphysiologische Beobachtungen über die Begattung von Sialis lutaria L.* Rev. suisse Zool., *42.*

1940*a*. Geigy, R. und Ochsé, W. *Schnürungsversuche an Larven von Sialis lutaria L.* Rev. suisse Zool., *47.*

1940*b*. —— *Versuche über die inneren Faktoren der Verpuppung bei Sialis lutaria L.* Rev. suisse Zool., *47.*

1941. Geigy, R. und Portmann, A. *Versuch einer morphologischen Ordnung der tierischen Entwicklungsgänge.* Naturwiss., *29.*

1931. Hachlow, V. *Zur Entwicklungsmechanik der Schmetterlinge.* Roux' Arch., *125.*

1928. Handlirsch, A. *Der Bau des Insektenkörpers und seiner Anhänge.* Schröder's Handb. d. Entomologie, Bd. 1.

1928. —— *Die postembryonale Entwicklung.* Schröder's Handb. d. Entomologie, Bd. 1.

1904. HENNEGUY, F. *Les Insectes.*

1896*a*. HEYMONS, R. *Ueber die Fortpflanzung und Entwicklungsgeschichte der Ephemera vulgata L.* Sitzungsber. d. Ges. Naturforsch. Freunde zu Berlin, *6*.

1896*b*. —— *Ueber die abdominalen Körperanhänge der Insekten.* Biol. Zbl., *16*.

1896*c*. —— *Zur Morphologie der Abdominalanhänge bei den Insekten.* Morph. Jb., *24*.

1907. —— *Die verschiedenen Formen der Insektenmetamorphose.* Erg. und Fortschr. Zool., *1*.

1928. HOLLANDE, A.-Ch. et AGHAR, M. *La phagocytose et la digestion des bacilles tuberculeux par leucocytes du sang des chenilles autres que Galleria mellonella.* C.R. Soc. Biol., *99*.

1918. HUFNAGEL, A. *Recherches histologiques sur la métamorphose d'un Lépidoptère (Hyponomeuta padella L.).* Arch. Zool., *57*.

1936. KÜHN, A. und PIEPHO, H. *Ueber hormonale Wirkungen bei der Verpuppung der Schmetterlinge.* Nachr. Ges. Wiss. Göttingen Biol., *2*.

1938. —— *Die Reaktionen der Hypodermis und der Verson'schen Drüsen auf das Verpuppungshormon bei Ephestia kühniella Z.* Biol. Zbl., *58*.

1925. LAZARENKO, T. *Die morphologische Bedeutung der Blut- und Bindegewebselemente der Insekten.* Z. f. mikrosk. anat. Forschg., *3*.

1930. METALNIKOFF, C. und TOUMANOFF, C. *Les cellules sanguines et la phagocytose chez les larves d'Abeilles.* C.R. Soc. Biol., *103*.

1933. MUNSCHEID, L. *Die Metamorphose des Labiums der Odonaten.* Z. wiss. Zool., *143*.

1934. MURRAY, F. und TIEGS, O. W. *The metamorphosis of Calandra oryzae.* Quart. micr. Sci., *77*.

1930. OERTEL, E. *Metamorphosis in the Honeybee.* J. Morph., *50*.

1910. PÉREZ, Ch. *Recherches histologiques sur la métamorphose des Muscides (Calliphora erythrocephala Mg.).* Arch. Zool. Exp. et Gén. Paris.

1926. PERFILJEV, P. *Ueber den Kiemenabbau einiger Insekten.* Bull. de l'Acad. Sci. de l'U.R.S.S., *15-17*.

1938*b*. PIEPHO, H. *Wachstum und totale Metamorphose an Hautimplantaten bei der Wachsmotte Galleria mellonella L.* Biol. Zbl., *58*.

1938*c*. —— *Ueber die Auslösung der Raupenhäutung, Verpuppung und Imaginalentwicklung an Hautimplantaten von Schmetterlingen.* Biol. Zbl., *58*.

1939. —— *Ueber den Determinationszustand der Vorpuppenhypodermis bei der Wachsmotte Galleria mellonella.* Biol. Zbl., *59*.

1940. Piepho, H. *Ueber die Hemmung der Verpuppung durch Corpora allata. Untersuchungen an der Wachsmotte Galleria mellonella.* Biol. Zbl., *60.*

1942. —— *Untersuchungen zur Entwicklung der Insektenmetamorphose. Ueber die Puppenhäutung der Wachsmotte Galleria mellonella L.* Roux' Arch., *141.*

1938. Plagge, E. *Weitere Untersuchungen über das Verpuppungshormon der Schmetterlinge.* Biol. Zbl., *58.*

1938. Plagge, E. und Becker, E. *Wirkung arteigener und artfremder Verpuppungshormone in Extrakten.* Naturwiss., *26.*

1910. Poyarkoff, E. *Recherches histologiques sur la métamorphose d'un Coléoptère.* Arch. anat. micr., *12.*

1936. Robertson, C. W. *The metamorphosis of Drosophila melanogaster, including an accurately timed account of the principal morphological changes.* J. Morph., *59.*

1941. Röber, H. *Morphologie des Kopfes und des Vorderdarmes der Larve und Imago von Sialis flavilatera.* Zool. Jb. Anat., *67.*

1929. Schmidt, E. *Histolyse und Histogenese der Muskulatur von Psychoda alternata Say.* Z. Morph. u. Oek. Tiere, *13.*

1937. Seitz, W. *Biologische Studien an Sialis lutaria (flavilatera), unter besonderer Berücksichtigung des Extremitätencharakters der Tracheenkiemen.* Diss. Ebering, Berlin.

1940. —— *Zur Frage des Extremitätencharakters der Tracheenkiemen von Sialis flavilatera L. im Rahmen allgemeiner biologischer Untersuchungen.* Z. Morph. u. Oek. Tiere, *37.*

1933. Weber, H. *Lehrbuch der Entomologie.* Gust. Fischer, Jena.

1934. Wigglesworth, V. B. *The physiology of ecdysis in Rhodnius prolixus (Hemiptera).* II. *Factors controlling moulting and « metamorphosis ».* Quart. J. micr. Sci., *77.*

1935. —— *Function of the corpus allatum of Insects.* Nature, London, *136.*

1936. —— *The function of the corpus allatum in the growth and reproduction of Rhodnius prolixus (Hemiptera).* Quart. J. micr. Sci., *79.*

1939*a*. —— *Source of the moulting hormone in Rhodnius (Hemiptera).* Nature, London.

1939*b*. —— *The principles of the Insect physiology.* Methuen & Co., Ltd. London.

1940. —— *The determination of characters at metamorphosis in Rhodnius prolixus (Hemiptera).* J. Exp. Biol., *17.*

Tome 51, nº 2. — Février 1944.

Zur Morphogenese der vordersten Wirbelsäulepartie von *Torpedo ocellata* Rud.

von

Dr. H. GÜNTERT

(Kollegium Schwyz).

Mit 15 Abbildungen im Text.

EINLEITUNG

Die Morphologie der Wirbelsäule und deren Anhänge ist seit Meckel, Schultze, Müller, Stannius, Balfour, Goette u. a. immer wieder Objekt eingehender Untersuchungen gewesen. In der beinahe unübersehbaren Fülle der Literatur nehmen die Selachier einen hervorragenden Platz ein, was durch ihre ursprüngliche Stellung und die grosse Mannigfaltigkeit ihrer Formen zu erklären ist. Dagegen ist die Morphogenese der für alle Holocephalen und Rochen charakteristischen einheitlichen Knorpelmasse in der vordersten Region der Wirbelsäule vernachlässigt worden. Sie weist beinahe für jede Gattung eine bezeichnende Gestalt auf.

Schon 1805 beschrieb Treviranus ein Skelett von *Raja rubus* L., wobei er auf ein riesiges „Halswirbelbein" aufmerksam wurde. Dieses trug einen grossen, dorsad gekrümmten Querfortsatz. Gleichzeitig spricht er die Vermutung aus, dass dieser Riesenwirbel und die seitliche Platte aus einer Verwachsung vieler Wirbel und deren Querfortsätze entstanden sein könnte.

Seit den Untersuchungen von Müller an Chimären, Stören und Plagiostomen (1834) bis in die neueste Zeit wurde immer wieder

behauptet, dass die Bildung der in Frage stehenden Knorpelmasse auf eine Verwachsung von Wirbeln zurückzuführen sei.

Kölliker (1860) spricht sich nach seinen Befunden an verschiedenen Selachiern in gleichem Sinne aus wie Müller, indem er eine zusammenhängende Masse der vordersten Wirbel (einschliesslich einer Verschmelzung der oberen und unteren Bögen) bei den Rochen erwähnt.

Goette nahm in seiner umfassenden Arbeit über die vergleichende Morphologie des Skelettsystems der Wirbeltiere eine Beteiligung der Rippen an: „Die Wirbelkörper und oberen Bögen nebst den damit verschmolzenen unteren Bogentheilen verwandeln sich dabei in eine cylindrische Röhre mit gleichmässiger Wand, und die seitlich daraus hervortretenden unteren Bogentheile und Rippenfortsätze bilden jederseits eine aufwärtsgekrümmte kontinuirliche Platte“ (Goette 1878).

Haswell (1884) beschreibt die vorderste Wirbelsäulepartie von *Trygon*, *Hypnos*, *Trygonorhina* und *Urolophus* rein makroskopisch. Ohne auf morphogenetische Untersuchungen einzugehen, nahm er eine Verschmelzung von Wirbeln an.

Auch Schauinsland (1905) spricht von der Konkreszenz des vordersten Teiles der Wirbelsäule bei den Rochen, die nach ihm erst in späteren Stadien stattfinden soll, eine Auffassung, die mir nach der vorliegenden Untersuchung unerklärlich bleibt. Wie diese Konkreszenz erfolgt und welche Partien daran beteiligt sind, wird nicht erwähnt.

In neuester Zeit weist Emelianov (1935) für *Torpedo* auf die in Diskussion stehende Bildung hin, betont aber, dass die Frage der Morphogenese noch nicht gelöst sei. In seiner durch Materialmangel beschränkten Untersuchung schliesst er immerhin die Beteiligung von Rippenanlagen aus.

Der überwiegende Teil der einschlägigen Arbeiten lässt den Gegenstand dieser Ausführungen unberücksichtigt. Aus dem Gesagten schien es mir wünschenswert, die Morphogenese der fraglichen Differenzierung der Rochen einer genaueren Prüfung zu unterziehen. Die Gattung *Torpedo* wurde deshalb als Untersuchungsobjekt gewählt, weil die untersuchten Teile hier wegen ihrer Regelmässigkeit besonders klare Verhältnisse erwarten liessen und das Material relativ leicht beschafft werden kann. Herrn Prof. Dr. J. Kälin, Direktor des zoologisch-vergleichend-anatomischen

Institutes der Universität Freiburg (Schweiz), sei an dieser Stelle ganz speziell gedankt für manche wertvolle Anregungen und sein wohlwollendes Interesse an der vorliegenden Arbeit.

MATERIAL UND METHODE

Zur Untersuchung gelangte eine Serie von 14 *Torpedo ocellata*-Embryonen (totale Länge 6,5—33 mm). Sämtliche Embryonen wurden in eine transversale, sagittale oder horizontale Schnittserie zerlegt (Schnittdicke 10 μ oder 15 μ). Dank der Liebenswürdigkeit von Herrn Dr. R. Dohrn konnten die in Bouin'scher Flüssigkeit fixierten Objekte in der gewünschten Anzahl und Grösse von der Zoologischen Station in Neapel bezogen werden. Zur Färbung kam Boraxkarmin und Bismarckbraun in Anwendung.

Für die Beschreibung des erwachsenen Zustandes stand mir leider nur ein einziges nach der Schnellmethode von Lundvall (1905) gefärbtes und aufgehelltes Präparat zur Verfügung. Zum Vergleich wurde eine *Raja clavata* und ein Skelett des Naturhistorischen Museums Freiburg [1] herangezogen. *Raja clavata* zeigt weitgehend ähnliche Verhältnisse wie *Torpedo*. Da mit Ausnahme von Klinkhardt (1905) in der Literatur meines Wissens niemand ältere Stadien als der von Keibel (1902, Fig. *f*) abgebildete Embryo von 15,5 mm Länge dargestellt hat, erachte ich es als zweckmässig, die geschnittenen Stadien mit je einer Abbildung zu belegen.

ANATOMISCHE BESCHREIBUNG

Die vorderste Partie der Wirbelsäule von *Torpedo ocellata* und anderer Rochen bildet ein axiales Knorpelrohr mit seitlich verlaufenden plattenförmigen Anhängen. Ungefähr in der Mitte tragen diese Platten je einen dorsad gekrümmten Fortsatz, der im Unterhautbindegewebe endigt.

Abbildung 1 zeigt die Wirbelplatte von ventral und dorsal. In der dorsalen Ansicht sind deutlich die oberen Bögen zu erkennen,

---

[1] Herrn Dr. O. Büchi sei an dieser Stelle für die zu genanntem Zwecke bereitwillige Überlassung des Skelettes bestens gedankt.

die in craniader Richtung dorsal und seitlich allmählich in ein einheitliches Knorpelrohr übergehen. Ebenso erkennt man die unteren Bögen mit den stark ausgewachsenen Parapophysen (s. BAUR, 1894 !), die craniad immer breiter werdend schliesslich aneinander stossen und mit Ausnahme von bindegewebigen Scheidewänden in die breiter werdenden seitlichen Platten übergehen. In der Gegend, wo die oberen Bögen durch die einheitliche Knorpelmasse ersetzt

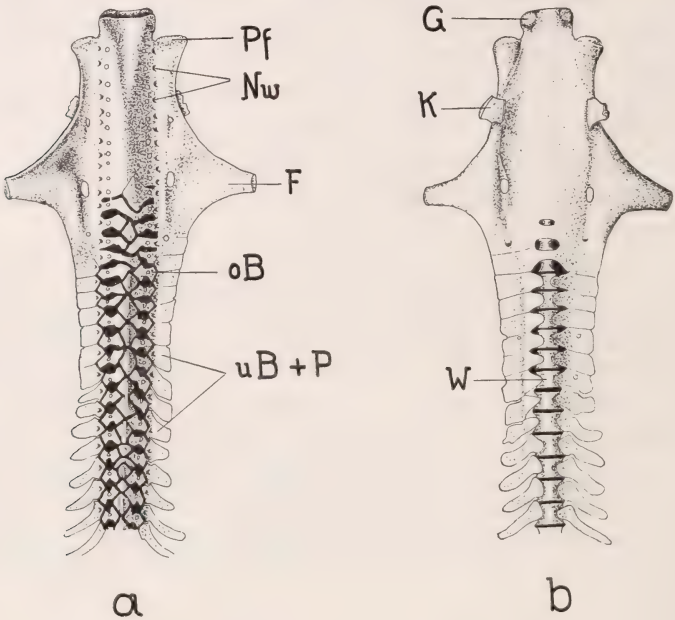


ABB. 1.

Vorderste Wirbelsäulenpartie eines 30 cm langen *Torpedo ocellata*, *a*) in der Ansicht von dorsal und *b*) in der Ansicht von ventral.

oB = obere Bögen, uB + P = untere Bögen mit Parapophysen, F = Fortsatz der Wirbelplatte, Nw = Öffnungen für die Nervenwurzeln, Pf = Gelenkpfanne, G = Gelenkkopf, K = Rest eines Kiemenbogens, W = Wirbelkörper. Ca. nat. Gr.

sind, wächst die Platte in scharfem Bogen zu einem Fortsatz aus, der dorsolaterad aufwärts gekrümmt ist. Die Ränder des Fortsatzes sind ebenfalls dorsad gekrümmt und die beiden Fortsatzenden im Unterhautbindegewebe verankert.

In etwas weniger scharfer Kurve führt der craniale Rand des Fortsatzes zurück zur ursprünglichen Plattenbreite, um dann aber

nach kurzem Verlauf am Rande der Gelenkpfanne für die *Condyli occipitales cranii* zu enden. Die craniale Plattenregion ist stärker rinnenförmig ausgebildet als die caudale. Die Austrittsstellen für die dorsalen und ventralen Nervenwurzeln sind über die selbständigen Bogen hinaus in der Zahl von zehn Paaren jederseits nach vorne im Gebiete der Platte nachweisbar und scheinen in ihrer regelmässigen Anordnung auf eine ursprüngliche Segmentierung der Knorpelmasse hinzuweisen. Wie in folgendem gezeigt wird, ist von einer Segmentierung der Knorpelplatte aber embryonal keine Spur nachzuweisen. Die relativ dünnwandige Knorpelröhre reicht craniad über die Gelenkpfannen hinaus.

In der Ansicht von ventral zeigen die unteren Bögen mit den Parapophysen in ihrer seitlichen Ausdehnung dasselbe Bild wie oben. Die hintersten zwei unteren Bögen sind ventral miteinander verwachsen, lassen aber zwischen sich und dem Knorpelrohr ein Fenster, so dass die zwei vordersten Wirbel sichtbar bleiben. Die vordersten drei bis vier Wirbelkörper nehmen an Grösse allmählich ab. Zwischen Gelenkpfanne und Plattenfortsatz, etwas proximal vom Plattenrand, liegt die Stelle einer gelenkigen Verbindung eines Kiemenbogens mit der Platte. An der Basis der beiden Plattenfortsätze befindet sich je eine grössere Durchtrittsstelle für Blutgefässe.

Zu erwähnen wäre hier noch die schon von Müller (1834) beobachtete, fadenförmige Bildung im Anschluss an die vordersten selbständigen Wirbel in der ventralen Wand des dünnen Knorpelrohres. Bei durchscheinendem Lichte und besonders im aufgehellten Präparat kann sie gut bis zum cranialen Ende des Knorpelrohres verfolgt werden. Diese scheinbare Verlängerung des cranialsten selbständigen Wirbels ist aber nichts anderes als die Verwachsungsspur der im wesentlichen bis zu den ersten Wirbelkörpern zurückgebildeten Chorda dorsalis. Dass sich der Chordastrang im Laufe der Embryogenese von der Schädelbasis bis zu genannter Stelle rückbildet, wurde schon von Kölliker (1860) beobachtet.

Am Vorderrande des ventralen Rohrstückes sitzen zwei Gelenkhöcker, die in zwei entsprechenden Gelenkpfannen unterhalb des Hinterhauptsloches mit dem Schädel gelenken. Somit findet eine doppelte gelenkige Verbindung der Wirbelsäule mit dem Schädel statt, nämlich einerseits durch die zwei Condyli occipitales und andererseits durch zwei Condyli am Vorderrande des Knorpelrohres.

Aus dem Bilde, das die vorderste Partie der Wirbelsäule des

adulten Tieres bietet, geht deutlich hervor, dass an der Bildung der Platte keine Rippen beteiligt sein können, was durch das Studium der Ontogenese bestätigt wird. Schon Haswell (1884) und die überwiegende Mehrzahl der Autoren führen die seitliche Plattenbildung nur auf eine Verwachsung der Querfortsätze zurück. Goette (1878) ist meines Wissens der einzige, der die Ansicht einer Beteiligung von Rippen vertritt.

Wohl am eingehendsten bis heute hat Haswell (1884) die Morphologie dieser Skelettpartie bei einigen Rochen (*Trygon pastinaca*, *Hypnos* spec., *Urolophus* spec. und *Trygonorhina fasciata*) untersucht. Haswell spricht von einer „vertebral plate", während er den Plattenfortsatz als „lateral process" bezeichnet. Letzterer hat nach Haswell die Funktion der Artikulation mit dem Schultergürtel übernommen (*Trygon*), was für *Torpedo ocellata* nicht zutrifft.

Müller (1834) spricht, indem er auf Schultze zurückgreift, von einer „Knorpelkapsel", womit jedoch nur das axiale, scheinbar aus Verwachsung von Wirbeln und Bögen hervorgegangene Mittelstück gemeint sein kann.

Eine ähnliche Umgestaltung der vordersten Wirbelsäulepartie wird z. B. von Fürbringer (1904) und Dean (1906) bei den Holocephalen beschrieben. Auch hier besteht die vorderste Partie der Wirbelsäule aus einer umfangreichen Knorpelmasse, entstanden nach den beiden genannten Autoren aus der Verschmelzung der oberen und unteren Bögen (eine embryologische Untersuchung scheint auch über dieses Skelettstück bis heute nicht vorzuliegen !), die dorsal hoch über die Wirbelsäule emporragt, mit dem Schädel gelenkt und den Träger des grossen Stachels der Rückenflosse darstellt. Bei *Myriacanthus* zeigt der hintere Teil des Knorpelstückes noch deutliche Gliederung in arkozentrale „Wirbelkörper".

Erwähnt sei in diesem Zusammenhange noch das Notarium mancher Pterosaurier (*Pteranodon*, *Ornithocheirus*, *Ornithodesmus*, *Nictosaurus*), sowie von *Archaeopteryx* und *Archaeornis*. Es besteht aus einer festen Verwachsung von Brustwirbeln, bei denen ebenfalls die Querfortsätze zu einer Leiste verschmolzen sind. Wie weit das Notarium, das bei den erwähnten Flugsauriern und den Urvögeln eine funktionelle Anpassung an den Flug darstellt, mit der vordersten Region der Wirbelsäule bei den Rochen verglichen werden darf (Schauinsland, 1905), wage ich nicht zu entscheiden

und sehe deshalb davon ab, bei *Torpedo ocellata* Rud. oder bei den Rochen überhaupt von einem Notarium zu sprechen.

Im folgenden wird der Ausdruck Wirbelplatte für das ganze Verwachsungsprodukt der Wirbelsäule verwendet, während die lateralen Plattenauswüchse als Plattenfortsätze bezeichnet werden.

ONTOGENESE

Es wurden sechs verschiedene Embryonalstadien mit je einem Embryo von *Torpedo ocellata* Rud. ausgewertet.

Das erste Stadium wird durch einen Embryo von 17 mm Länge repräsentiert (Abb. 2). Wie aus Abbildung 2 hervorgeht, zeigen die paarigen Flossen schon deutlich den *Torpedo*-Charakter, während die Anlage der unpaarigen Flossen äusserlich noch nicht zu erkennen ist. Die Kiemenfäden beginnen stark hervorzutreten. Eine transversale Schnittserie durch dieses Stadium zeigt folgende Entwicklungsstufe des in Frage stehenden Gebildes:

Der Unterschied der mesenchymatösen Bogenanlagen zwischen vorderer und hinterer Rumpfregion ist auf diesem Stadium noch nicht eindeutig, obwohl die Entwicklung der vorderen Rumpfregion fortgeschrittener ist. Letzteres zeigt sich vor allem in einer dichteren Lagerung der Mesenchymzellen. Ein kontinuierlicher, von der Chorda ausgehender, paariger Mesenchymstrang erstreckt sich in dorsolaterader Richtung zum Myotom (Abb. 3). Im Gegensatz zur hinteren Rumpfregion ist dieser

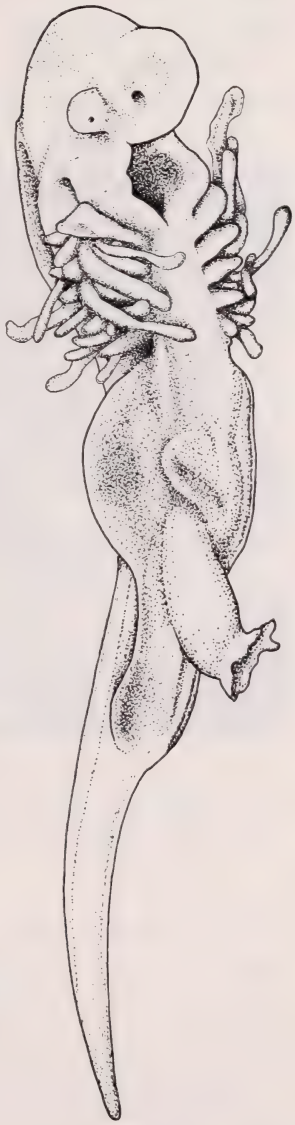


Abb. 2.
Torpedo-Embryo von 17 mm Länge. Ca. 8½ mal nat. Gr.

Mesenchymstrang in der vorderen erheblich breiter und steiler orientiert. In der Gegend, in welcher keine Myotomanlagen mehr sichtbar sind, d. h. in der vordersten Rumpfregion, behält der Mesenchymstrang seine seitliche Ausdehnung ungefähr bei und geht in das Körpermesenchym über.

Bekanntlich nähern sich bei den Rochen die untern Bögen craniad immer mehr den obern, wobei sich auch die obern Bögen ventrad verschieben. So entsteht vorn eine seitlich der Chorda anliegende Leiste. Diese Verschiebung entsteht bei *Torpedo* nicht etwa sekundär als Verwachsungsprodukt im Verlaufe der embryonalen Entwicklung, sondern wird in all ihren Übergängen caudocraniad auf mesenchymatöser Stufe angelegt. Dementsprechend erscheint der Mesenchymstrang in der vorderen Rumpfregion niedriger als hinten, da er überall sowohl mit den unteren als mit den oberen Bogenanlagen verbunden ist.

Abb. 3.

Transversalschnitt durch den *Torpedo*-Embryo von 17 mm Länge in der Gegend der 4. Kiemenspalte. Vergr. 33-fach.

Die Verbreiterung des Mesenchymstranges in der Gegend der späteren Platte hängt wohl mit der dort stattfindenden Verbreiterung des ganzen Rumpfes zusammen. Die Myotome liegen hier weiter auseinander als in der hinteren Körperregion, und der Mesenchymstrang ist mit ihnen in Kontakt geblieben.

In der Gegend des hintersten Kiemenbogens und des zum Teil noch geschlossenen Ösophagus wird der Mesenchymstrang von den dorsalen Nervenwurzeln, die von der Medulla nach den den Myotomen angelagerten Ganglien ziehen, nicht durchbrochen, sondern

tritt mit ihnen nur in Berührung. Die ventralen Spinalnerven durchbrechen ihn im lateralen Drittel. Vorne, wo die Ganglien von den Myotomen weit entfernt sind, treten auch die ventralen Äste nicht mehr durch die Platte hindurch.

Im grossen und ganzen kann also von einem einheitlichen Mesenchymstrang gesprochen werden, der sich im Prinzip durch den ganzen Rumpf gleich bleibt. Die Chorda dorsalis zeigt noch keine Einschnürungen.

Der für ein zweites Stadium gewählte Embryo misst 18 mm. Die Entwicklung der äusseren Körperform verzeichnet einige bemerkenswerte Fortschritte (Abb. 4). Ein Vergleich mit Abbildung 2 zeigt die paarigen Flossen weiter ausgewachsen und schärfer von einander abgesetzt; von den unpaaren Flossen ist die erste Rückenflosse als leichte Erhöhung angedeutet, und die Kiemenfäden sind länger und zahlreicher. Die folgenden Resultate wurden aus einer horizontalen Schnittserie gewonnen:

Abb. 4.
Torpedo-Embryo von 18 mm Länge. Ca. 8 mal nat. Gr.

Die Differenzierung der mesenchymatösen Anlagen des Skelettes ist weiter fortgeschritten. In der caudalen Hälfte des Rumpfes wachsen aus der der Chorda anliegenden mesenchymatösen Leiste seitliche segmental angeordnete Auswüchse hervor, die sich durch kompaktere Zellgruppierung innerhalb der Leiste bis zur Chorda abzeichnen und die Parapophysen-Rippenanlagen repräsentieren.

Obere und untere Bögen bilden von Anfang an einen integrierenden Bestandteil der mesenchymatösen Chorda- und Medullahüllen (Abb. 5).

Ob es sich hiebei tatsächlich um ein Herauswachsen dieser Zellstränge aus den unteren Bogenanlagen handelt, wie SCHAUINSLAND (1905) annimmt, oder nur um eine Differenzierung des im vorigen Stadium erwähnten Mesenchymstranges, welch letztere Ansicht von EMELIANOV (1935) vertreten wird, vermag ich an vorliegendem Material nicht zu entscheiden.

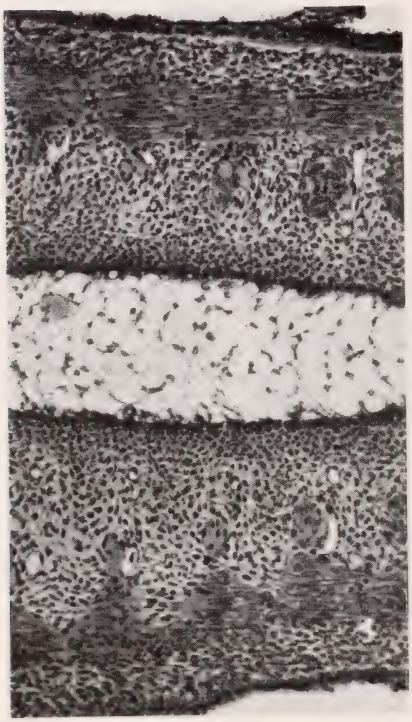


ABB. 5.

Horizontalschnitt durch die hintere Rumpfregion des *Torpedo*-Embryo von 18 mm Länge, der die Parapophysen-Rippenanlagen zu beiden Seiten der Chorda dorsalis zeigt. Vergr. 66-fach.

Diese Parapophysen-Rippenanlagen verlaufen zwischen den Segmentalgefässen und Spinalnerven hindurch und enden in den transversalen Septen.

Wesentlich anders liegen die Verhältnisse in der vorderen Rumpfregion. Die mesenchymatöse Leiste ist hier zu einer stark dorsolaterad abgebogenen Mesenchymplatte ausgewachsen, die keine Segmentierung erkennen lässt. Eine da und dort auftretende, leichte Zackung des Plattenrandes hat mit einer ontogenetisch primären Segmentierung nichts zu tun (Abb. 6).

Über die Bildung des Wirbelplattenfortsatzes kann vorläufig noch nichts ausgesagt werden, da keine eindeutige Anlage desselben festzustellen ist.

Die Bildung des Vorknorpels ist eingeleitet, lässt indessen keine bestimmten Zentren unterscheiden. Insbesondere gilt dies für die mesenchymatöse Wirbelplattenanlage.

Die Chorda dorsalis erstreckt sich bis in die occipitale Schädel-

region und ist auf diesem Stadium in ihrem Verlaufe nirgends eingeschnürt.

Das vorliegende Stadium zeigt also den Beginn der Skelettdifferenzierung auf mesenchymatischer Grundlage. Dabei kann bereits zwischen der Gegend der späteren Wirbelplatte und der hinteren Rumpfregion unterschieden werden. Während die

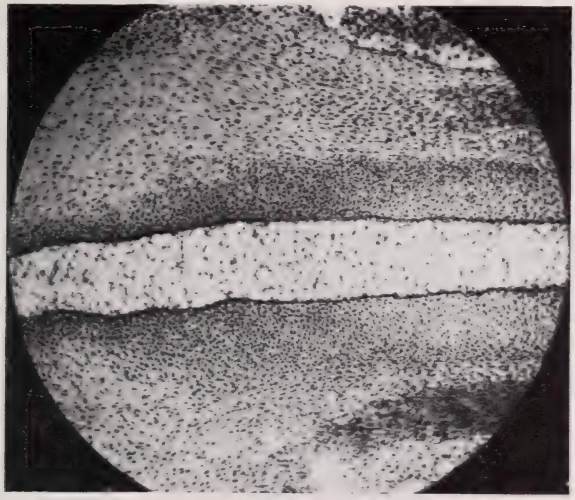


Abb. 6.

Derselbe Horizontalschnitt wie Abb. 5, aber durch die Gegend der späteren Wirbelplatte. (Der Schnitt ist etwas schief geführt, weshalb caudal nur der dorsale Rand der dorsolateral gekrümmten Anlage sichtbar ist.) Vergr. 50-fach.

craniale Region der Wirbelsäule unsegmentiert ist, sind in der caudalen die Parapophysen-Rippenanlagen deutlich zu erkennen.

Ein drittes Stadium konnte durch einen Embryo von 21 mm Länge festgelegt werden. Aus Abbildung 7 geht der *Torpedo*-Charakter noch deutlicher als in der vorhergehenden Abbildung hervor. Die Verschiebung der Kiemenspalten ventralwärts hat begonnen. Die Kiemenfäden sind noch mehr ausgewachsen. Beide Rückenflossen und die Schwanzflosse sind nun deutlich abgesetzt. Auch die von diesem Stadium gewonnenen Resultate stammen aus einer horizontalen Schnittserie.

Der Unterschied gegenüber dem vorhergehenden Stadium ist insofern nicht sehr bedeutend als die Skelettdifferenzierung nur wenig mehr fortgeschritten ist. Unverkennbar ist ein weiteres Auswachsen der Parapophysen - Rippenanlagen in der mittleren und hinteren Rumpfregion, was durch Vergleich der Abbildungen 6 und 8 leicht festgestellt werden kann. Die Parapophysenanlagen beginnen sich

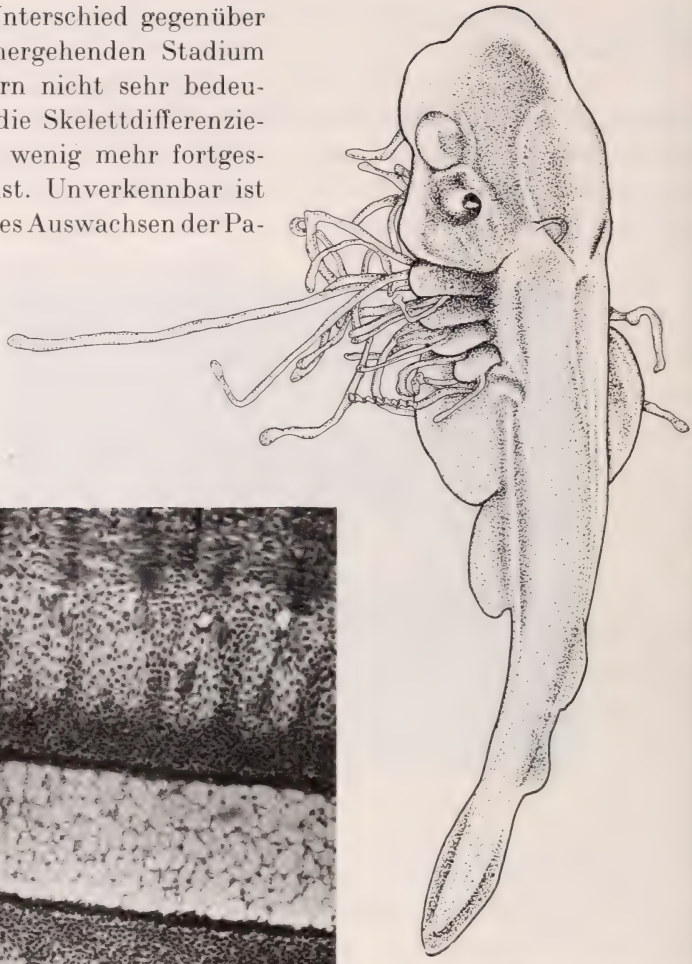


Abb. 7.
Torpedo-Embryo von 21 mm Länge. Ca. 6 mal nat. Gr.

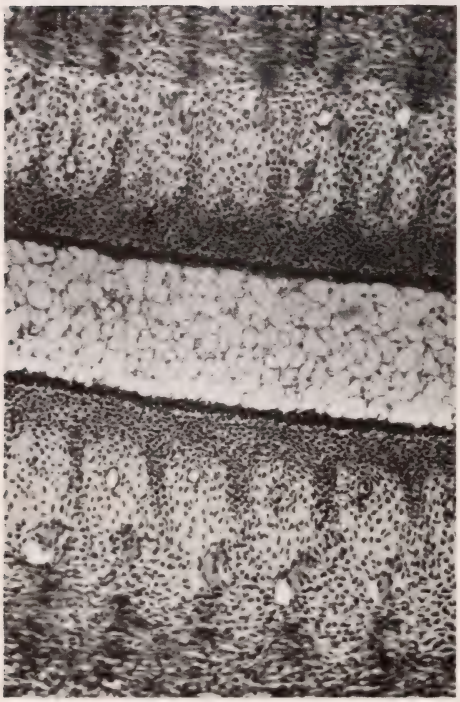


Abb. 8.
Horizontalschnitt durch die hintere Rumpfgegend des 21 mm langen *Torpedo*-Embryo. Vergr. 50-fach.

aus dem übrigen mesenchymatösen Gewebe der Längsleisten leicht abzusetzen.

Die mesenchymatöse Wirbelplatte bleibt durchaus unsegmentiert. Der Übergang von der segmentierten hinteren zur unsegmentierten vorderen Partie der Wirbelsäulenanlage ist ein allmählicher und erinnert auch dadurch stark an die Verhältnisse des erwachsenen Tieres. Abbildung 9 zeigt diesen Übergang

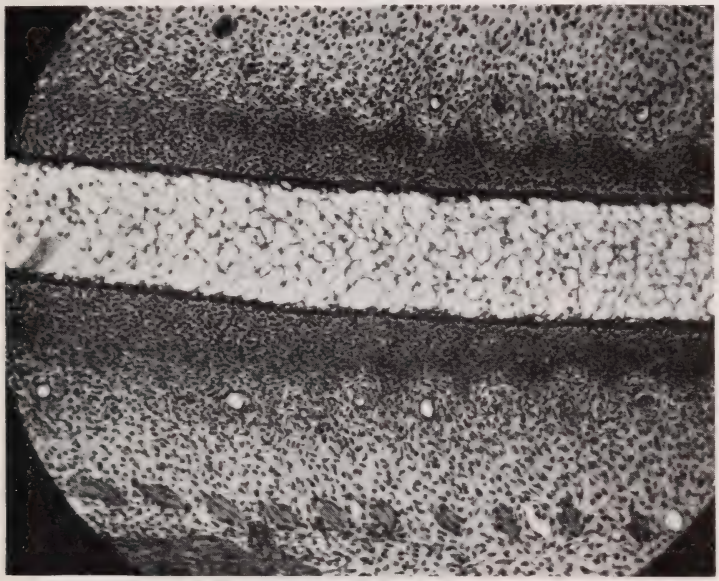


Abb. 9.
Horizontalschnitt am Übergang der mittleren zur vorderen Rumpfgegend (derselbe Embryo wie Abb. 8). Vergr. 50-fach.

besonders schön. Die Anlage der Wirbelplatte ist massiger geworden und beginnt seitwärts auszuwachsen, wobei die Blutgefässe umwachsen werden. Die Anlage des Plattenfortsatzes ist bereits angedeutet.

Die Chondrifikation ist über die Bildung von Vorknorpel nicht herausgekommen. Die Abhebung der Parapophysenstümpfe hängt mit der Bildung des Vorknorpels zusammen. Auf der Wirbelplatte ist das Auftreten von Vorknorpel durchaus einheitlich, nicht an bestimmte Zentren gebunden, die etwa an eine ehe-

malige Bildung von isolierten Wirbeln erinnern könnten. Die Chorda dorsalis ist auch auf diesem Stadium nirgends eingeschnürt.

Der ein viertes Stadium repräsentierende 22 mm lange Embryo lässt eine ganz erhebliche Weiterentwicklung der äusseren Körperform erkennen. Wohl am auffallendsten ist das Breiterwerden der Kopf- sowie der vorderen Rumpfregion. Dabei sind die Kiemenspalten auf die Ventralseite verschoben worden und seitlich nur noch als vier leistenförmige Erhebungen angedeutet. Brust- und Bauchflossen sind weiter ausgewachsen und die sich bildenden Flossenstrahlen auch äusserlich sichtbar (Abb. 10).

Abb. 10.
Torpedo-Embryo von 22 mm Länge. Ca. 5 mal nat. Gr.

Die aus einer sagittalen Schnittserie gewonnenen Resultate zeigen, dass die Skelettdifferenzierung der Wirbelsäule im Vergleich zum vorhergehenden Stadium sozusagen keine Fortschritte gemacht hat. Die Einschaltung dieses Stadiums ist aber deshalb gerechtfertigt, weil damit gezeigt werden kann, dass auch bei *Torpedo ocellata* die Entwicklung innerer Elemente auf Kosten der Ausgestaltung der äusseren Körperform verlangsamt zu werden scheint und wie wenig aus der mehr oder weniger weit entwickelten äusseren Körpergestalt auf den Entwicklungszustand innerer Organe geschlossen werden kann.

Auch der für ein fünftes Stadium gewählte Embryo von 27 mm Länge zeigt bedeutende Veränderungen seiner äusseren Körper-

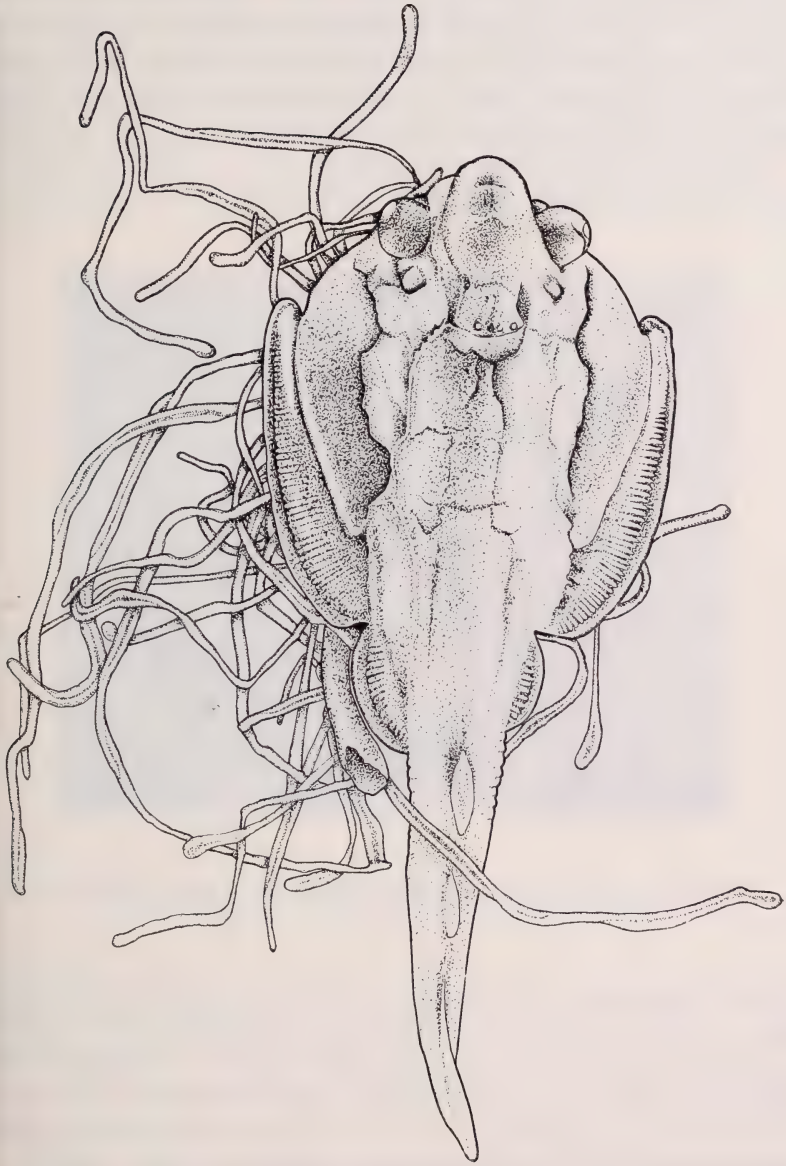


Abb. 11.

Torpedo-Embryo von 27 mm Länge. Ca. 5 mal nat. Gr.

form. Kopf- und Rumpfregion beginnen sich mächtig in die Breite zu entfalten. Die Brustflossen sind nach vorne gewachsen, die das spätere elektrische Organ enthaltende Partie verbreitert sich ebenfalls und ist deutlich von der Brustflosse abgesetzt. Die Augenanlagen sind grösser und die Kiemenfäden bedeutend länger geworden. Die Schleimkanäle werden deutlich sichtbar (Abb. 11).

Die von diesem Embryo hergestellte transversale Schnittserie zeigt, dass sich die definitiven Verhältnisse in der Gegend der

Abb. 12.
Querschnitt durch die Wirbelsäulenanlage der hinteren Rumpfgegend des Embryo von 27 mm Länge. Vergr. 55-fach.

Platte nun deutlich abzuheben beginnen. Abbildung 12 zeigt einen Schnitt durch die hintere Rumpfgegend. Sie entspricht ungefähr der in der Arbeit von Marcus und Blume (1926) wiedergegebenen Abbildung 52 durch einen 28 mm langen Embryo von *Torpedo ocellata*. Die Parapophysen- und die durch lockeres Gewebe davon abgesetzten Rippenanlagen sind deutlich zu erkennen. Je mehr wir uns aber craniad der Plattenanlage nähern, um so mehr ändert sich das Bild. Die untern Bögen wandern seitlich der Chorda hinauf. Abgesetzte Rippenteile werden immer weniger deutlich und ver-

schwinden schliesslich als solche. Die Wanderung der unteren Bögen in dorsader Richtung wird von den Autoren übereinstimmend als Anpassung an die dorsoventrale Abplattung des Körpers gedeutet. Auf dieselbe Ursache ist auch die dorsade Verschiebung des Horizontalseptums zurückzuführen. Im Gegensatz zur hinteren Rumpfregion, wo die Rippenanlagen abgesetzt sind, ist also vorne keine gesonderte Anlage mehr nachweisbar. Vielmehr läuft jetzt die Parapophyse kontinuierlich in eine Spitze aus in der Richtung des

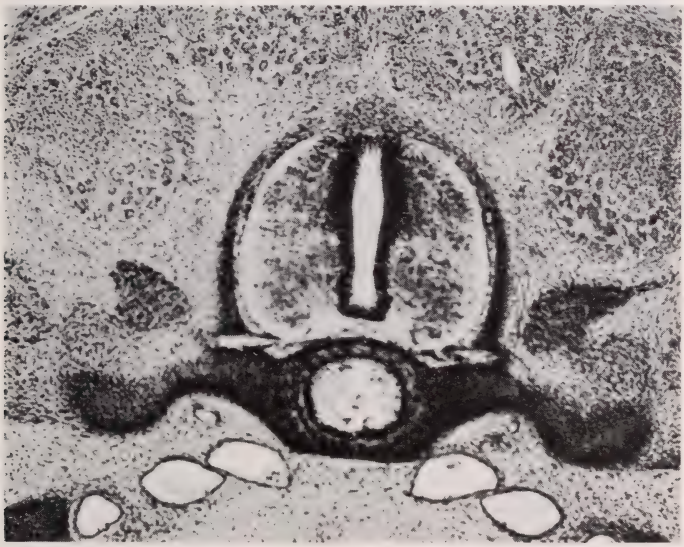


Abb. 13.
Querschnitt durch die Wirbelplatte unmittelbar hinter dem Plattenfortsatz. Vergr. 31-fach. (Derselbe Embryo wie Abb. 12.)

horizontalen Septums. Auch die Art der Verknorpelung, d. h. die kontinuierliche Abnahme des Knorpels in distader Richtung weist darauf hin, dass diese Fortsätze als ausgewachsene Parapophysen zu deuten sind. Besondere Knorpelzentren der Rippen sind hier nicht vorhanden.

Weiter craniad werden die ausgewachsenen Parapophysen immer breiter und plattenartiger, bis sie schliesslich zu einer mehr oder weniger einheitlichen Platte verschmelzen (bindegewebige Trennungslinien zwischen den einzelnen Parapophysenanlagen

bleiben in craniader Richtung ein Stück weit bestehen; siehe adultes Stadium !).

In der Gegend des Schultergürtels beginnt die nun einheitlich gewordene Platte breiter zu werden und sich am Rande rinnenförmig zu krümmen. Jede Segmentierung hört allmählich auf. Von grossem Interesse scheint mir auch die Tatsache, dass die Platte ihre Beziehung zum horizontalen Septum aufgegeben hat und mit ventral davon liegender Muskulatur Kontakt nimmt (Abb. 13).

Abb. 14.
Querschnitt durch die Wirbelplatte in der Gegend des Plattenfortsatzes. Vergr. 23½-fach. (Derselbe Embryo wie Abb. 12.)

Unmittelbar vor dem Schultergürtel wächst die unsegmentierte Platte um das doppelte in die Breite (Abb. 14). Diese neue Verbreiterung ist wiederum dachrinnenförmig gekrümmt und reicht dorsad bis zum subkutanen Bindegewebe. Sie bildet den Plattenauswuchs, der auch beim adulten Stadium direkt bis unter die Haut reicht. In der proximalen Rinne verläuft ein longitudinaler Muskelstrang, auf welchem die Spinalganglien liegen. Dieser Muskelstrang wurde von Goette (Tafel 32, Fig. 52) wahrscheinlich übersehen, abgesehen davon, dass der bezeichnete Schnitt fälschlicherweise als Schnitt durch die Rippen gedeutet wurde, wie auch Emelianov (1935) richtig bemerkt. Es handelt sich bei Goette allerdings um einen Schnitt durch einen Embryo von *Raja clavata*; jedoch lehrt uns die Anatomie eines adulten *Raja clavata*, dass am Grunde der

Platte Muskulatur verläuft. Aus der Schnittserie ist ersichtlich, dass dieser Muskelstrang eine Abspaltung des vordersten Teiles der epaxonischen Längsmuskulatur des Rumpfes darstellt. Aus Tiesing's (1896) Untersuchungen über die Muskulatur der Haie und Rochen geht hervor, dass es sich hier wahrscheinlich um den *M. levator rostri* handelt.

Die auf den Fortsatz folgende cranialste Partie der Platte wird allmählich wieder schmäler, bis ungefähr die Breite der caudalen Plattenregion erreicht ist. Dieser craniale Teil ist jedoch glatt. Der erste Kiemenbogen hat seine bewegliche Verbindung mit der ventralen Seite der Platte aufgenommen. Schliesslich endet die Platte auf beiden Seiten in je einer knopfförmigen Verdickung, die zu den Gelenkpfannen für die beiden Condyli des Craniums werden.

Die Chorda dorsalis reicht immer noch tief in die Schädelbasis hinein und ist nirgends eingeschnürt.

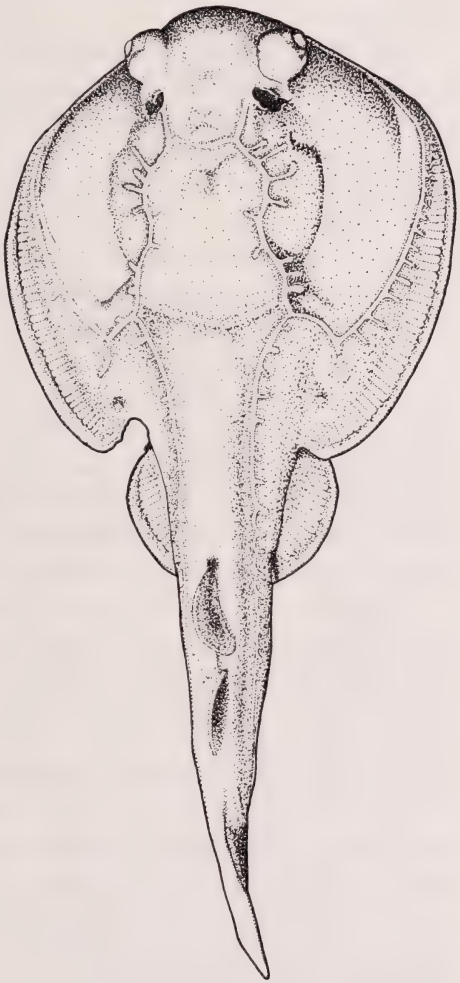


Abb. 15.
Torpedo-Embryo von 33 mm Länge.
Ca. 4 mal nat. Gr.

Dieses Stadium lehrt uns, dass die definitive Form der untersuchten Elemente schon auf relativ früher Entwicklungsstufe von *Torpedo ocellata* erreicht wird. Entgegen allen bis heute geäusserten Vermutungen kann

die Ansicht, dass die vorderste Wirbelsäulepartie von *Torpedo ocellata* ein sekundäres Verwachsungsprodukt von Wirbelelementen darstelle, somit nicht bestätigt werden.

Auf dem sechsten Stadium, vertreten durch einen Embryo von 33 mm Länge, ist die äussere Körperform kaum mehr vom adulten Tiere zu unterscheiden. Auffallend sind die stark hervortretenden Sinneslinien (Schleimkanäle). Die sehr langen Kiemenfäden sind auf Abbildung 15 der Einfachheit halber weggelassen.

Der Verknorpelungsprozess ist vollendet. Auch die endgültige Form der untersuchten Wirbelsäulepartie ist erreicht. Wie nach der Beschreibung des vorangehenden Stadiums zu erwarten war, ist mit Ausnahme der Löcher für die dorsalen und ventralen Nervenwurzeln sowie für die Blutgefässe auch hier keinerlei Segmentierung angedeutet. Die Platte ist rinnenförmig wie beim adulten Tiere, jedoch nicht mehr so ausgeprägt wie im vorhergehenden Stadium. Diese Abflachung dürfte wohl auf einen Streckungsprozess, hervorgerufen durch das weitere seitliche Auswachsen der vorderen Rumpfpartie, zurückzuführen sein.

Ungefähr auf der Höhe des Plattenfortsatzes beginnen die oberen Bögen sowie die Wirbelkörper getrennt sichtbar zu werden, so wie dies für das adulte Stadium beschrieben wurde. Der Plattenfortsatz ist in definitiver Form ausgebildet. Wie aus der horizontalen Schnittserie hervorgeht, hat der Plattenfortsatz unter anderem auch die Funktion einer Ursprungsstelle für Muskulatur, die zum Schultergürtel einerseits und zum Cranium andererseits zieht. Dort, wo separate Wirbel erscheinen, wird auch die Platte segmentiert (s. adultes Stadium).

Die Chorda dorsalis reicht nicht mehr in die Schädelbasis hinein, sondern nur noch bis zu der Stelle, wo die Wirbelplatte mit dem Hinterhauptsloch in Kontakt tritt. Innerhalb der Wirbelplatte verläuft sie uneingeschnürt, um caudad dort, wo separate Wirbel auftreten, die charakteristische Rosenkranzform anzunehmen. Damit wird aber zugleich angedeutet, dass die Morphogenese der Wirbel noch nicht abgeschlossen ist. Die Verbindungsstücke zwischen den intervertebralen Chordaportionen sind tatsächlich nicht auf jene schnur- oder fadenförmige Masse reduziert wie beim adulten

Tiere, sondern relativ dick und überschreiten in der Höhe sogar die Hälfte der intervertebralen Portionen.

* * *

Die seit dem Beginn des vorigen Jahrhunderts von allen Autoren vertretene Auffassung, dass die zu einem einheitlichen Knorpelrohre mit seitlich verlaufenden plattenförmigen Auswüchsen modifizierte vorderste Wirbelsäulepartie der Rochen auf eine Verwachsung der Wirbel samt den dazugehörigen Bögen zurückzuführen sei, kann, was die Ontogenese von *Torpedo ocellata* Rud. anbetrifft, nicht mehr aufrecht erhalten werden. Tatsächlich stützt sich die bisherige Anschauung bei keinem Autor auf eingehende ontogenetische Studien, sondern basiert lediglich auf der spekulativen Interpretation des adulten Formzustandes. Nur die Feststellung Schauinsland's (1905, p. 422), dass bei den Rochen „in späteren Stadien eine Konkreszenz des vordersten Teiles der Wirbelsäule stattfindet", deutet auf eine Prüfung der Ontogenese hin.

Da die extrem modifizierten Rochen von Ahnen mit haifischähnlichem Habitus abzuleiten sind, halte ich die vorderste, unsegmentierte Partie der Rochenwirbelsäule für eine stammesgeschichtlich sekundäre Bildung. Die an rezenten Haifischen beobachtete Neigung zur Ankylose der vordersten Wirbel bekräftigt diese Vermutung.

Wäre diese Verwachsung der vordersten Rochenwirbel in der Stammesgeschichte so erfolgt, dass im Laufe der Generationen schrittweise immer neue Wirbel in die Platte einbezogen worden wären, dann wäre zu erwarten, dass die phylogenetisch jüngeren Rochen eine relativ längere Platte besässen als die phylogenetisch älteren Arten. Dann wäre aber auch in der Ontogenese eine stufenweise Verwachsung zu erwarten wie dies z. B. für das Synsacrum der Vögel bekannt ist (Anabolie, Sewertzoff, 1931). Da aber in unserem Falle eine solche Wiederholung nicht vorliegt, müssen wir jenen anderen Modus der phylogenetischen Veränderung annehmen, der in einer Abänderung der Formzustände bereits auf

den Anfangsstadien der Morphogenese besteht: die Archallaxis (SEWERTZOFF, 1931).

In der ontogenetischen Entwicklung der Platte von *Torpedo ocellata* findet aber gesamthaft sicher keine ontogenetische Rekapitulation stammesgeschichtlicher Stadien statt. Im Gegensatz zu anderen Behauptungen kann wenigstens in der Ontogenese von einer Bildung der Wirbelplatte durch Konkreszenz keine Rede sein. Es handelt sich um ein Gebilde, welches ab origine nicht gegliedert oder irgendwie segmentiert verläuft.

ZUSAMMENFASSUNG

1. Auf einem mesenchymatösen Frühstadium durchzieht ein von der Chorda dorsalis ausgehender, dorsolateral gerichteter Mesenchymstrang den ganzen Rumpf. Dieser Strang bleibt sich in allen Gegenden des Rumpfes prinzipiell gleich und lässt noch keine Schlüsse auf die spätere Skelettdifferenzierung ziehen.

2. Ein 18 mm langer *Torpedo*-Embryo zeigt den Beginn der Skelettdifferenzierung auf mesenchymatösem Stadium. Die Gegend der späteren Wirbelplatte verhält sich dabei wesentlich verschieden von der übrigen Rumpfregion. Während erstere eine unsegmentierte, breite Anlage besitzt (Abb. 6), lässt letztere deutlich den Beginn der Parapophysen-Rippenanlage erkennen. Die Bildung des Vorknorpels wird vorbereitet.

3. Auf einem dritten Stadium (21 mm) bleibt trotz deutlichem Fortschritt der Wirbelsäuledifferenzierung in der hinteren Rumpfregion die vordere Partie des skelettogenen Gewebes unsegmentiert. Die Verknorpelung, die hier in der mesenchymatösen Wirbelplatte einheitlich beginnt, d. h. nicht von bestimmten Zentren ausgeht, weist auf die Ursprünglichkeit der Platte hin.

4. Auf einem gewissen Stadium (22 mm) wird die Entwicklung der Wirbelsäule relativ verlangsamt, während sich die äussere Körpergestalt auch im Verhältnis zur Längenzunahme des Embryo stark entfaltet. Der intensiver einsetzende Verknorpelungsprozess lässt auch hier keine Segmentierung der Wirbelplatte erkennen.

5. Der für Stadium 5 gewählte Embryo (27 mm) zeigt die Skelettdifferenzierung sozusagen vollendet. Die Wirbelplatte ist in ihrer definitiven Gestalt angelegt, intensiv verknorpelt und wiederum nirgends segmentiert. Die Platte ist caudal dachrinnenförmig und cranial eben. Der Plattenfortsatz ist ebenfalls rinnenförmig und als unsegmentierter Auswuchs der Platte zu betrachten.

6. Auf einem sechsten Stadium (33 mm) ist die Morphogenese sowohl der äusseren Körperform als auch der untersuchten Wirbelplatte vollendet. Auch der Verknorpelungsprozess ist abgeschlossen. Die Chorda dorsalis ist in der Schädelbasis reduziert worden. In der Wirbelplatte ist sie in ihrem ganzen Verlaufe auf diesem Stadium nicht eingeschnürt. Auch in dieser Hinsicht ist also von einer Segmentierung keine Spur zu bemerken. Erst später wird auch im Bereiche der Platte die Chorda reduziert.

7. Es darf angenommen werden, dass die Wirbelplatte höchst wahrscheinlich in der Stammesgeschichte sekundär gebildet wurde. Dann aber muss es sich um eine Bildung handeln, welche durch Änderung der ersten Anlage im Laufe der stammesgeschichtlichen Entwicklung erreicht wurde, also um einen Fall von Archallaxis.

LITERATUR

1919. Abel, O. *Die Stämme der Wirbeltiere.* Berlin.

1924. —— *Lehrbuch der Paläozoologie.* Jena.

1885. Balfour, F. M. *A Monograph on the Development of Elasmobranch Fishes.* In: *The works of Francis Maitland Balfour.* Memorial Edition. London.

1887. Baur, G. *On the Morphology of Ribs.* Am. Nat.

1894. —— *Über Rippen und ähnliche Gebilde und deren Nomenklatur.* Anat. Anz., Vol. 9.

1873. Boll, F. *Ein historischer Beitrag zur Kenntnis von Torpedo.* Florenz.

1906. Dean, B. *Chimæroid Fishes and their Development.* Carnegie Inst. Washington. Publication No. 32. Washington.

1892. Dollo, L. *Sur la morphologie des côtes.* Bull. Sc. France-Belg., Vol. 24.

1935. Emelianov, S. *Die Morphologie der Fischrippen.* Zool. Jahrb. Anat., Vol. 60.

1904. Fürbringer, K. *Beiträge zur Morphologie des Skeletts der Dipnoer.* Dtsch. Naturf. Ges. Jena, Vol. 4.

1895. Gadow, H. and Abbot, E. C. *On the Evolution of the Vertebral Column of Fishes.* Phil. Trans. R. Soc. London, Vol. 186.

1921. Gamble, D. L. *The Morphology of the Ribs and Transverse Processes in Necturus maculatus.* J. Morph., Vol. 36.

1898. Gegenbaur, C. *Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere.* Bd. 1. Leipzig.

1895. Göppert, E. *Untersuchungen zur Morphologie der Fischrippen.* Morphol. Jahrb., Bd. 23.

1878. Goette, A. *Zur Morphologie des Wirbelsystems*, I, II. Zool. Anz., Bd. 1.

1879. —— *Beiträge zur vergleichenden Morphologie des Skelettsystems der Wirbeltiere*, II. *Die Wirbelsäule und ihre Anhänge.* Arch. Mikrosk. Anat., Bd. 16.

1876. Hasse, C. *Die fossilen Wirbel.* Morphol. Jahrb., Bd. 2, 3, 4 und Suppl. zu Bd. 4.

1879. —— *Das natürliche System der Elasmobranchier.* Jena.

1879. Hasse, C. und Born, G. *Bemerkungen über die Morphologie der Rippen.* Zool. Anz.

1884. Haswell, W. A. *Studies on the Elasmobranch Skeleton.* Proc. Linn. Soc. N.S. Wales, Vol. 9.

1874. Huxley, Th. H. *Manuale dell'Anatomia degli Animali vertebrati.* Florenz.

1680. Jacobaeus, O. *Anatome Piscis Torpedinis.* Bartholini Acta Hafnienses, Bd. 5.

1888. Katschenko, N. *Zur Entwicklungsgeschichte des Selachierembryos.* Anat. Anz., Bd. 3.

1902. Keibel, F. *Die Entwicklung der äusseren Körperform der Wirbeltierembryonen, insbesondere der menschlichen Embryonen aus den ersten zwei Monaten.* Hertwig, O.: *Handb. d. vergl. u. experim. Entwicklungslehre der Wirbeltiere.* Jena (1906).

1893*a*. Klaatsch, H. *Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule*, II. Morphol. Jahrb., Bd. 20.

1893*b*. —— *Beitrag zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule.* I. *Über den Urzustand der Fischwirbelsäule.* Morphol. Jahrb., Bd. 19.

1905. Klinkhardt, W. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Kopfganglien und Sinneslinien der Selachier.* Jen. Ztschr. Naturw., Bd. 40.

1860. Kölliker, A. *Über die Beziehungen der Chorda dorsalis zur Bildung der Wirbel der Selachier und einiger andern Fische.* Verh. Würzb. phys.-med. Ges., Bd. 10.

1678. Lorenzini, St. *Osservazioni intorno alle Torpedini fatte da Stephano Lorenzini Fiorentino e dedicate al Serenissimo Ferdinando III, Principe di Toscana.* In Firenze per l'Onofri.

1905. Lundvall, H. *Weiteres über Demonstration embryonaler Skelette.* Anat. Anz., Bd. 27.

1926. Marcus, H. und Blume, W. *Über Wirbel und Rippen bei Hypogeophis nebst Bemerkungen über Torpedo.* Ztschr. Anat. u. Entwicklungsgesch., Bd. 80.

1853. Müller, A. *Beobachtungen zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule.* Arch. Anat. u. Physiol. Anat. Abtlg.

1834. Müller, J. *Vergleichende Anatomie der Myxinoiden, der Cyclostomen mit durchbohrtem Gaumen.* Abh. königl. Akad. Wiss. Berlin.

1929. Naef, A. *Notizen zur Morphologie und Stammesgeschichte der Wirbeltiere.* 15. Dreissig Thesen über Wirbelsäule und Rippen, insbesondere bei den Tetrapoden. Zool. Jahrb., Bd. 50.

1886. Perenyi, J. von. *Beiträge zur Embryologie von Torpedo marmorata (Torpedo galvanii Risso).* Zool. Anz., 9. Jahrg.

1925. Rabinerson, A. *Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Wirbelsäule der Knorpelfische.* Anat. Anz., Bd. 59.

1893. Rabl, C. *Theorie des Mesoderms*, II. Morphol. Jahrb., Bd. 19.

1933. Rauther, M. *Fische.* Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Leipzig.

1936. Remane, A. *Die Wirbelsäule und ihre Abkömmlinge.* Handb. der vergl. Anatomie der Wirbeltiere. Berlin.

1911. Scammon, R. E. *Normal Plates of the Development of Squalus acanthias.* Keibel's Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte der Wirbeltiere, H. 12. Jena.

1905. Schauinsland, H. *Die Entwicklung der Wirbelsäule nebst Rippen und Brustbein.* Hertwig, O.: *Handb. d. vergl. u. experim. Entwicklungslehre der Wirbeltiere.* Jena (1906).

1877. Schultz, A. *Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Knorpelfische.* Arch. mikrosk. Anat., Bd. 13.

1931. Sewertzoff, A. N. *Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution.* Jena.

1887. Swaen, A. *Etudes sur le développement de la Torpille (Torpedo ocellata).* Arch. de Biol., T. 7.

1896. Tiesing. *Ein Beitrag zur Kenntnis der Augen-, Kiefer- und Kiemenmuskulatur der Haie und Rochen.* Jen. Ztschr. Naturw., Bd. 30.

1805. Treviranus, G. R. *Vergleichende Beschreibung des Skeletts von Rochen und Haifischen.* Wiedemann's Arch. f. Zool. u. Zoot., Bd. 4, II.

1932. Wurmbach, H. *Das Wachstum des Selachierwirbels und seiner Gewebe.* Zool. Jahrb., Abtlg. Anat., Bd. 55.

1891. Ziegler, H. E. und Ziegler, F. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte von Torpedo.* Arch. mikrosk. Anat., Bd. 39.

1923. Zittel, A. von. *Grundzüge der Paläontologie.* Vertebrata. München.

Tome 51, nº 3 — Février 1944

Die Wirkung des Colchicins auf Furchungsmitosen und Entwicklungsleistungen des *Tubifex*-Eies[1]

von

H. WOKER

(Aus dem Zoologischen Institut der Universität Bern.)

Mit Tafel 1, 26 Textabbildungen und 6 Tabellen.

INHALTSANGABE

Seite

I. *Einleitung* 110
1. Fragestellung 110
2. Methodik 112

II. *Normalentwicklung* 113

III. *Einfluss abgestufter Colchicin-Konzentrationen auf Furchung und Embryobildung* 120
1. Die Wirkungsbreite 121
2. Die Konzentrationsabhängigkeit der Wirkung . . 123
3. Die Abhängigkeit der Colchicin-Empfindlichkeit von der Jahreszeit 128
4. Diskussion 129

IV. *Reaktionen des Mitose-Apparates bei starker Colchicin-Einwirkung* 131
1. Die Reifungsteilungen 131
2. Die Befruchtung 132
3. Der erste Furchungszyklus 132
4. Die Interphase 136
5. Der zweite Furchungszyklus 137
6. Die Zytologie behandelter Keime bei langdauernder Entwicklung 139
7. Diskussion 144

[1] Mit Unterstützung der Stiftung zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung an der bernischen Hochschule.

Seite

V. *Phasenspezifische Colchicin-Empfindlichkeit der Kernstrukturen nach dem ersten Furchungszyklus* 149
1. Die Dauerbehandlung 149
2. Die Kurzbehandlung 150
3. Die Zytologie kurzbehandelter Keime 155
4. Diskussion 161

VI. *Zusammenfassung* 165

VII. *Literaturverzeichnis* 167

I. EINLEITUNG

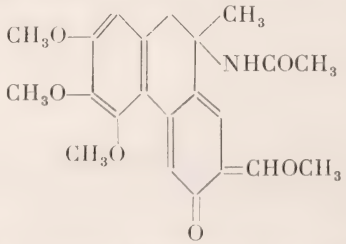
1. Fragestellung

Ein tieferer Einblick in das Geschehen der Mitose wurde ermöglicht, als es gelang, Stoffe zu finden, die einzelne mitotische Vorgänge selektiv beeinflussten. Dustin, der im Jahre 1921 die zyklischen Veränderungen der Thymusdrüse untersuchte, wurde auf eine Reihe von Stoffen aufmerksam, die die Kernteilung in spezifischer Weise blockieren. Er bezeichnete alle diese heterogenen Substanzen als karyoklastische (kernzerstörende) Gifte. Es handelt sich dabei um gewisse As-Verbindungen und zwar Kakodylate, ferner Anilinfarbstoffe wie Trypanblau, Isaminblau, dann auch um Acridinderivate wie Trypaflavin und schliesslich um bestimmte Alkaloide. Von diesen ist das Colchicin, das Gift der Herbstzeitlose *(Colchicum autumnale)* am wirksamsten. Es lag nahe, mit Colchicin die Mitose zu beeinflussen, da man bereits wusste, dass durch seine Anwendung die Vermehrung der Leukozyten bei gewissen Tieren angeregt wird (Dixon und Malden, 1908) [1].

Colchicin war von altersher bekannt [2]. Die Byzantiner verwandten es als Heilmittel gegen die Gicht. Seiner Giftigkeit wegen war es als

---

[1] Colchicin ist ein Alkaloid aus der Gruppe der Morphine. Es hat die Formel $C_{22}H_{25}NO_6$ und nach Windaus folgende Struktur:



Es ist amorph, in H_2O löslich, ausserordentlich giftig und reagiert neutral.

[2] Die Angaben über die Geschichte des Colchicins sind einer Zusammenstellung von Wellensieck (1939) entnommen.

Arznei wenig verbreitet. Im 17. Jahrhundert wurde man erneut auf diesen Stoff aufmerksam, vor allem durch zahlreiche Viehvergiftungen, die nach der Verfütterung von Herbstzeitlosen auftreten, und so wurden die Untersuchungen über das Colchicin angeregt. 1887 isolierte es Houdé und fand die Formel $C_{22}H_{25}NO_6$. Jacobi entdeckte 1890, dass durch Colchicin nervöse Endigungen gelähmt werden. Dixon und Malden wiesen 1908 auf zahlreiche Colchicin-Wirkungen hin, so vor allem Hyperleukocytosen, Vergiftungen des Zentralnervensystems, Tod durch vasomotorische Lähmungen.

Seit den Untersuchungen Dustins wurde der fördernde und der hemmende Einfluss des Colchicins auf die Mitose hauptsächlich an tierischen Objekten und seine Polyploidie erzeugende Wirkung an Pflanzen studiert.

Die starke zellteilungshemmende Wirkung des Colchicins regte zudem verschiedene Forscher an, es als Mittel der Krebsbekämpfung beim Menschen zu verwenden; doch ergaben derartige Versuche bis jetzt keine eindeutigen Erfolge.

Die Colchicin-Wirkung auf tierische Eier ist auffallenderweise nur lückenhaft bekannt. Neuerdings sind nun ausser dem Colchicin noch eine Reihe weiterer Substanzen gefunden worden, die die Mitosen tierischer Eier (Brock, Druckrey, Herken, Töndury) oder Gewebekulturen (Lettré, v. Möllendorff) mehr oder weniger stark stören. Soll der Charakter dieser verschiedenen Mitosegifte genauer analysiert werden, so ist es zunächst erforderlich, jedes einzelne durch die Eigenart der von ihm hervorgerufenen Störungen möglichst genau zu kennzeichnen. Es ist das Ziel der vorliegenden Arbeit, deren Fragestellung mir von Prof. F. E. Lehmann vorgeschlagen wurde, die Besonderheiten der Colchicin-Wirkung bei einem tierischen Ei mit Hilfe verschiedener Experimente herauszuarbeiten [1].

Für diese Untersuchungen kamen die Eier des Süsswasser-Oligochaeten *Tubifex* in Betracht, da sie während des ganzen Jahres leicht und in genügender Menge aus Laboratoriumszuchten beschafft werden können (Lehmann 1941). Diese Eier eignen sich für Untersuchungen des Mitosezyklus ausserdem ganz besonders, da, wie das Studium der Normalentwicklung zeigt (s. S. 113 ff.), der Phasenwechsel des Mitoseapparates an Formveränderungen der Keime erkannt werden kann. Ferner ist das gesamte Furchungsmuster sehr charakteristisch (Penners) und der achromatische Apparat verhältnismässig gross. Einzig die zahlreichen und sehr kleinen Chromosomen sind für die zytologische Analyse ungünstig.

Zunächst stellte sich die Frage, in welchem Konzentrationsbereich das Colchicin bei Dauerwirkung die *Tubifex*-Entwicklung überhaupt

---

[1] Meinem verehrten Lehrer danke ich herzlich für seine ständige Anteilnahme und die vielen wertvollen Hinweise, mit denen er mir zur Seite stand.

Ferner danke ich Herrn Prof. F. Baltzer für das Interesse, das er meiner Arbeit entgegenbrachte, sowie auch meinem Studienkameraden, Herrn Dr. S. Rosin, für seine wertvolle mathematische Beratung bei der Auswertung des Versuchsmaterials.

beeinflusst. Die gesamte Wirkungsbreite des Alkaloids musste also mit Hilfe einer vollständigen Reihe abgestufter Konzentrationen geprüft und vor allem der mitosehemmende Bereich festgestellt werden.

Bekanntlich blockiert das Colchicin die tierische Mitose, indem es den achromatischen Apparat und auch das Chromatin schädigt. So stellte sich die naheliegende Aufgabe, auch bei *Tubifex* die Mitosehemmung auf ihre zytologischen Besonderheiten hin genauer zu studieren und mit den bis jetzt vorliegenden Befunden zu vergleichen.

Aus dieser zytologischen Untersuchung ergab sich, dass besonders die Prophase der zweiten Furchungsteilung empfindlich auf die Colchicin-Behandlung reagierte (Lehmann und Woker, 1940). Es galt daher, diese Periode genauer zu erfassen und vor allem festzustellen, ob es sich hier um eine eigentliche „kritische" oder „sensible" Phase des zweiten Mitosezyklus handelte. Diesem Zwecke diente eine zeitlich abgestufte Behandlung mit starken Colchicin-Dosen, die sich nur auf kurze Abschnitte vor, während und nach der vermuteten „kritischen" Phase erstreckte.

Die Gesamtheit der genannten Untersuchungsreihen sollte es ermöglichen, festzustellen, worin die Eigenart der Colchicin-Wirkung auf das *Tubifex*-Ei besteht und damit auch Anhaltspunkte für seine zellphysiologische Wirkung zu gewinnen.

2. Methodik

Für die Untersuchungen der lebenden und der fixierten Keime benützte ich die von Lehmann ausgearbeiteten Methoden. Die Eier wurden mit feinen Uhrmacherpincetten unter Schonung des Dotterhäutchens aus den Cocons genommen und in Halbrundschalen mit 5—10 ccm Zuchtlösung gebracht. Es erwies sich, dass die 1938 von Holter, Lehmann und Linderstrøm-Lang angegebene Lösung nur für die verwendete skandinavische *Tubifex*-Rasse zuträglich war. Sie wurde nun von Lehmann entsprechend abgeändert und setzt sich jetzt zusammen aus: 50 Teilen $\frac{m}{50}$ $MgSO_4$, 130 Teilen $\frac{m}{50}$ $CaCl_2$, 16 Teilen $\frac{m}{50}$ NaCl und 4 Teilen $\frac{m}{50}$ KCl.

Die Zucht erfolgte in Dunkelheit im Thermostat bei 18° C, um die von Delcourt (1940) beschriebenen Schwankungen der Colchicin-Empfindlichkeit bei verschiedenen Temperaturen auszuschalten und um die Zersetzung des Alkaloids durch Lichteinwirkung (Lits, 1936) zu verhindern.

Zur Fixierung diente 1 ccm Zenker's Gemisch, dem nach 30 Minuten 0,3 ccm Sulfosalicylsäure 20% zugegeben wurde. Da die Keime sehr klein sind, wurden sie nach der von Holtfreter (1933) beschriebenen Methode in Agar eingebettet, mit der Verbesserung, dass die Keime in einem Tropfen flüssigen Agars auf eine vorbereitete, erstarrte Agar-

schicht gegossen wurden. Auf diese Weise konnten die Eier zwischen zwei Agarschichten vollständig eingeschlossen werden. Die 10 μ dicken Schnitte wurden nach Feulgen und mit Anilinblau-Orange G gefärbt.

Zu den Colchicin-Versuchen verwandte ich *Colchicinum purissimum crystallisatum Ph.H.V.*, der Firmen: A.-G. vorm. B. Siegfried, Zofingen, und Chem. Fabrik vorm. Sandoz, Basel. Diese Substanz löst sich gut in der Zuchtlösung, muss aber im Dunkeln aufbewahrt werden, da sie lichtempfindlich ist.

Ich verwandte, um möglichst gleichmässige Resultate zu erhalten, zu jedem Versuch immer nur die Eier eines einzigen Cocons, von denen mindestens zwei Stück als Kontrollen in Zuchtlösung blieben. Die Colchicinlösung wurde während den Versuchen nicht erneuert, sodass damit zu rechnen ist, dass sich ihre Konzentration während den lange dauernden Behandlungen etwas verminderte. In der Regel wurden mehrere Eier eines Kokons in einer Schale gezüchtet. Bei einigen Serien, die später erwähnt werden sollen, hielt ich dagegen die Keime in Einzelzucht. Der Versuchsablauf wurde protokolliert und dabei wichtige Stadien mit dem Zeichenapparat oder mit der Leica festgehalten. Als Unterlage für die Abbildungen wurden durchwegs Photographien verwendet. Von den Aufnahmen der Ganzkeime (Vergrösserung 50-fach) inkl. des Schnittes der Fig. 11 *b* wurden Pausen hergestellt, die in Strichtechnik ausgeführt sind (Figg. 1—20). Die Photographien der Schnitte wurden entweder völlig überzeichnet oder zur Verstärkung der Kontraste retouchiert. Ihre Vergrösserung liegt zwischen 450- und 500-fach.

II. NORMALENTWICKLUNG

Bei der Analyse der Colchicinwirkung kam es vor allem darauf an, die einzelnen Phasen der Meiose und die ersten Mitosezyklen der Furchung an den äusseren Formveränderungen der Keime zu erkennen und ihre zeitliche Ausdehnung bei 18° C festzustellen. Penners (1922, 24, 31) hat zwar die Embryonalentwicklung von *Tubifex* vom Beginn der Reifung bis zum Schlüpfen beschrieben. Er entwarf auch ein Schema, das die Teilungsschritte und den Typus der gebildeten Zellen darstellt, das aber die Veränderungen während der Mitosezyklen nicht erfasst und keine Zeitangaben enthält. Der folgenden Darstellung liegt eine Tabelle (I) zugrunde, in der vor allem gestützt auf die von Lehmann gegebene Einteilung die Phasen der Meiose und der ersten Furchungsmitosen so umschrieben sind, dass sie den Erfordernissen des experimentellen Teils entsprechen.

Tabelle I.

Übersicht über die durchschnittliche Dauer der Phasen der Meiose und der ersten beiden Furchungszyklen, sowie der weiteren Embryonalentwicklung bei 18° C.

In der vordersten Spalte sind die Stadien der Entwicklung und die Mitosephasen aufgeführt. In der Spalte II ist das Alter der Keime von der Ablage an aufgetragen, und die Spalte III zeigt die durchschnittliche Dauer des betr. Stadiums.

Die Dauer von Stadium I/1 konnte nicht ermittelt werden, weil man die Eier immer erst einige Zeit nach der Ablage findet. Die Angabe 0.—1. Std. ist darum für dieses Stadium willkürlich gewählt und der Ausdruck 1. Std. bezeichnet lediglich den Beginn der kontrollierbaren Entwicklung. Die Stadien, deren Übergänge unscharf sind, wurden zeitlich zusammengezogen.

Bezeichnung des Entwicklungsstadiums			Alter nach der Ablage	Dauer des Stadiums
I. *Einzeller:*				
1 Glattes Stadium vor der ersten Reifungsteilung (Metaphase)		Reifung	0.—1. Std.	nicht feststellbar
2 Erste Protuberanzen, Ausstossung des ersten Richtungskörpers . . .		Reifung	1.—2. Std.	1 Std.
3* Glattes Stadium vor der zweiten Reifungsteilung (Metaphase)		Reifung	2.—4. Std.	2 Std.
4 Zweite Protuberanzen, Ausstossung des zweiten Richtungskörpers .		Reifung	4.—6. Std.	2 Std.
5 Glattes Stadium. Vorkerne		Befruchtung	6.—8. Std.	2 Std.
6* Polplasmabildung (Metaphase)		Befruchtung	6.—8. Std.	2 Std.
II. *Zweizeller:*		Erster Furchungszyklus		
1 Bucklig	erste Furchungsprotuberanzen	Erster Furchungszyklus	8.—9½. Std.	1 Std. 30′
2 AB-Zelle erscheint	erste Furchungsprotuberanzen	Erster Furchungszyklus	8.—9½. Std.	1 Std. 30′
3 Abschnürung (Ana-Telophase)	erste Furchungsprotuberanzen	Erster Furchungszyklus	8.—9½. Std.	1 Std. 30′
4* Beide Zellen rund . . .		Interphase	9½.—11. Std.	1 Std. 30′
5* „Blastocöl"	Prophase	Interphase	9½.—11. Std.	1 Std. 30′
6 Beide Zellen rund	Prophase	Interphase	9½.—11. Std.	1 Std. 30′
7 Beginn der Asymmetrie (Metaphase)		Zweiter Furchungszyklus	11.—12. Std.	1 Std.
8 Starke Asymmetrie (Telophase)		Zweiter Furchungszyklus	11.—12. Std.	1 Std.
III. *Dreizeller*			12.—13. Std.	1 Std.
IV. *Vierzeller:*			12.—13. Std.	1 Std.

* Zu den Versuchen wurden hauptsächlich Eier der mit * bezeichneten Stadien verwendet.

TABELLE I *(Fortsetzung)*

Bezeichnung des Entwicklungsstadiums	Alter nach der Ablage	Douer des Stadiums
1 *a*—1 *d* Bildung des ersten Mikromerenquartetts	13.—17. Std.	4 Std.
2*d* 1. Somatoblast	24. Std.	
4*d* 2. Somatoblast	28. Std.	
2My 1T Teilung der Zelle 4 *d* in die beiden Myoblasten	30. Std.	
aequ. Kstr. Keimstreifanlagen äquatorial liegend	72. Std.	
Kopfstadium. Kopf deutlich abgesetzt	5. Tag	
Wu 1 Wurm mit einer Windung	7.—8. Tag	
Wu 2 Wurm mit zwei Windungen	8.—10. Tag	
Schlüpfen	ca. 14. Tag	
Gesamtdauer der Embryonalentwicklung	ca. 14 Tage	

Die Entwicklungszeiten der Eier eines Cocons liegen im allgemeinen dicht beieinander. Die Dauer einzelner Stadien unterliegt oft gewissen Schwankungen, die sich aber auf die Gesamtdauer der Entwicklung nicht wesentlich auswirken. Die Angaben der Tabelle beziehen sich auf Eier der warmen Monate, vom Mai bis September. Untersuchungen der letzten Zeit haben ergeben, dass die in der kalten Jahreszeit abgelegten Eier etwas längere Entwicklungszeiten als die oben angeführten aufweisen trotzdem sie ebenfalls bei 18° C und in Dunkelheit gehalten wurden, Die Reifung z. B. dauert bei den letzteren 9 Stunden, das Stadium II. 5 Stunden und die Gesamtdauer der Embryonalentwicklung verlängert sich um einen Tag.

Die Reifung.

Die Eier werden in Paketen von durchschnittlich 8—10 Stück in durchsichtigen Kokons abgelegt. Die frisch abgelegten Eier, die noch vor der ersten Reifungsteilung stehen, sind breiig weich und sehr empfindlich. Das Dotterhäutchen liegt der Eioberfläche dicht auf. Im Eiinnern bildet sich die erste Reifungsspindel (Fig. 1). Dieses Stadium wird mit I/1 bezeichnet [1], wobei unter I alle Stadien

[1] Durch die Numerierung I/1—6 werden die Stadien des Einzellers erfasst (Reifung, Befruchtung und Vorbereitung der ersten Furchungsmitose).

des Einzellers zusammengefasst und durch die arabischen Ziffern die Entwicklungsschritte bezeichnet werden. Es folgt: I/2. Der erste Richtungskörper wird ausgestossen und gleichzeitig beginnt das Ei in der äquatorialen Zone zu protuberieren. Es sind die ersten Reifungsprotuberanzen (Fig. 2). Nach der ersten Reifungsteilung löst sich das Dotterhäutchen ab, das Ei nimmt ungefähr die Form eines Rotationsellipsoids an (F. E. Lehmann und W. Lotmar, 1939), die Oberfläche wird glatt, und zwischen Rinde und

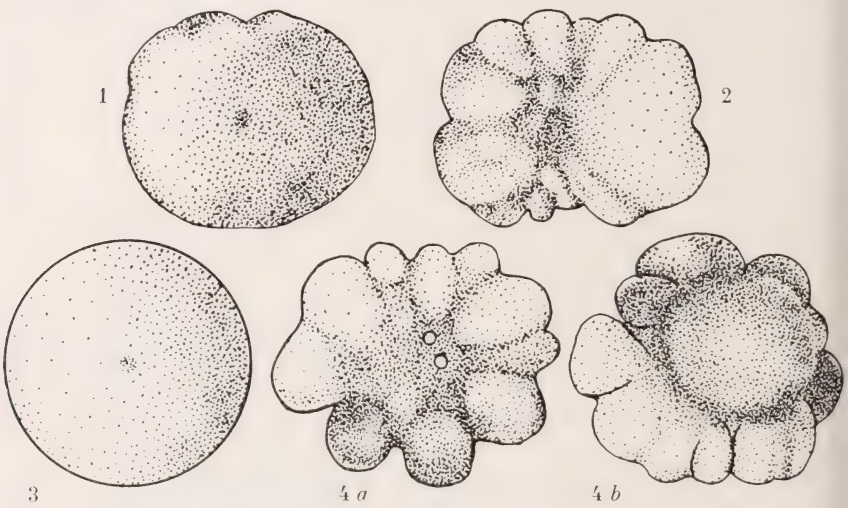


Fig. 1—4 *b*.

Formveränderungen der Normalkeime während der Reifung.

Fig. 1: Stadium I/1. Vor den ersten Reifungsprotuberanzen und vor Ausstossen des ersten Richtungskörpers. (Erste Meiosespindel.)
Fig. 2: Stadium I/2. Erste Reifungsprotuberanzen, während der Ausstossung des ersten Richtungskörpers. Ansicht vom animalen Pol.
Fig. 3: Stadium I/3. Vor den zweiten Reifungsprotuberanzen und vor Ausstossen des zweiten Richtungskörpers. (Zweite Meiosespindel.)
Fig. 4*a*: Stadium I/4. Zweite Reifungsprotuberanzen, während der Ausstossung des zweiten Richtungskörpers. Ansicht vom animalen Pol.
Fig. 4*b*: Stadium I/4. Ansicht vom vegetativen Pol.

Dotterhäutchen bildet sich der perivitelline Raum. Unter der Eirinde erscheint ein deutlicher Eifleck: Stadium I/3*. An dieser Stelle wird die zweite Reifungsspindel gebildet und der zweite Richtungskörper abgeschnürt (Fig. 3). Gleichzeitig mit der Abschnürung des Richtungskörpers protuberiert das Ei erneut, wiederum hauptsächlich in der Äquatorialzone. Es ist das Sta-

* Dieses Stadium wurde bei den Experimenten verwendet.

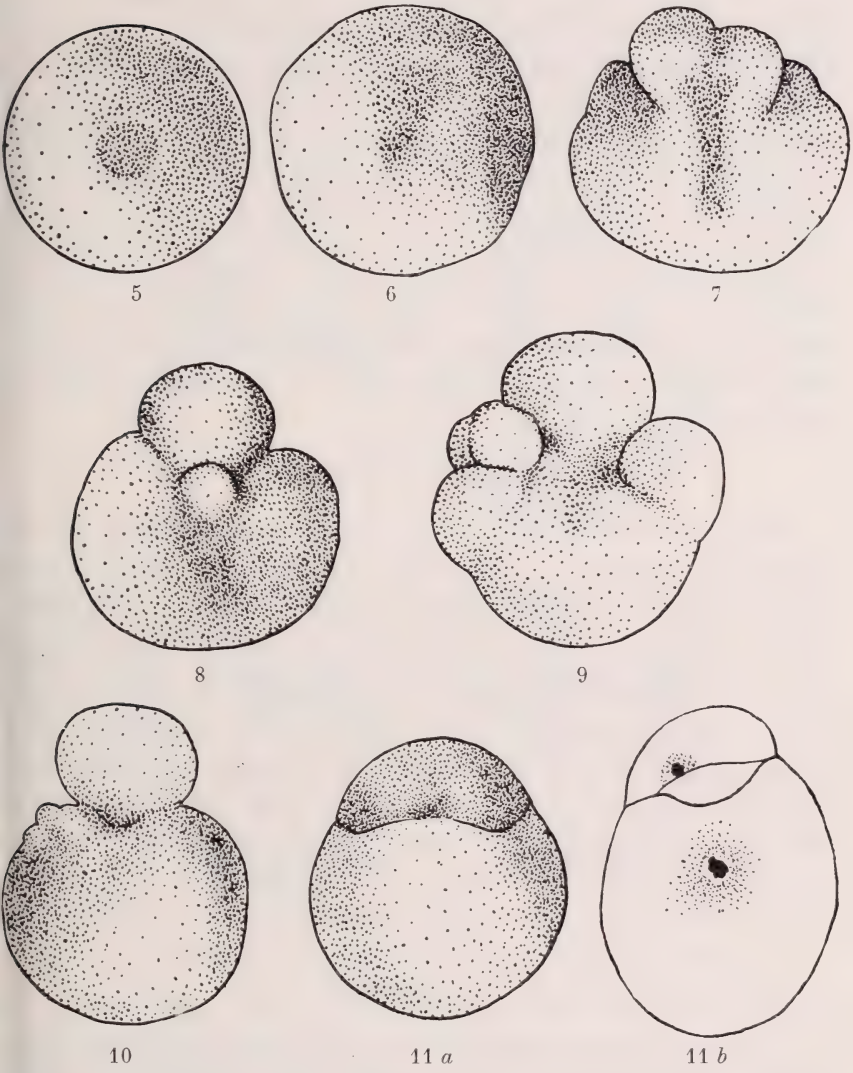


Fig. 5—11 *b*. — Formveränderungen der Normalkeime während des ersten Furchungszyklus und der Interphase.

Fig. 5: Stadium I/6. Polplasmastadium. Metaphase der ersten Furchungsmitose.
Fig. 6: Stadium II/1. Beginn der ersten Furchungsprotuberanzen. Beginnende Längsstreckung des Polplasmas. Anaphase der ersten Furchungsmitose.
Fig. 7: Stadium II/2. AB erscheint. Polplasma deutlich in die Länge gezogen. Telophase der ersten Furchungsmitose.
Fig. 8: Stadium II/2. AB deutlich sichtbar.
Fig. 9: Stadium II/3. Erste Furchungsprotuberanzen. Oben die AB-Zelle.
Fig. 10: Stadium II/4. AB völlig abgeschnürt. Noch letzte Protuberanzen. Ruhekernstadium.
Fig. 11*a*: Stadium II/5. Maximale Abrundung. Gegen Ende dieses Stadiums beginnt die Prophase der zweiten Furchungsmitose.
Fig. 11*b*: Stadium II/5 im Schnitt, mit deutlich sichtbarem „Blastozöl".

dium I/4 (Fig. 4*a*, *b*). Die Bedeutung der Protuberanzen ist unbekannt, ebenso ihr Zusammenhang mit der Reifung.

Die Befruchtung.

Nach dem Verschwinden der Protuberanzen folgt das Stadium I/5. Die Eioberfläche ist wieder glatt, das Ei ellipsoid, und im perivitellinen Raum befinden sich die beiden Richtungskörper. Anfänglich ist der Keimfleck noch sichtbar, verschwindet dann aber, da der gereifte weibliche Vorkern nach der Eimitte wandert. Nun erscheint auch der Spermakern, und die beiden Vorkerne vereinigen sich.

Erster Furchungszyklus.

Das Polplasma strömt den Eipolen zu und sammelt sich als Kappe am vegetativen und am animalen Pol an, die dadurch stark ausgebuchtet werden. Dieses Stadium wird deshalb als Polplasmastadium: I/6* bezeichnet (Fig. 5). In ihm vollzieht sich die Bildung der ersten Metaphasenspindel. Dabei bildet sich ein grosser Aster, der in der CD-Zelle bleibt. Mit dem Einsetzen der Anaphase wird die Eioberfläche bucklig: Stadium II/1 (Fig. 6). Im Stadium II/2 erscheint AB als grössere Ausbuchtung (Fig. 7, 8). Der Keim protuberiert in der Folge ebenso wie bei den Reifungsteilungen sehr stark, während sich im Innern die beiden Zellkerne rekonstruieren: Stadium II/3 (Fig. 9). Die Stadien II/1, 2, 3 werden zusammengefasst und als erste Furchungsprotuberanzen bezeichnet.

Die Interphase.

Nach dem Verstreichen der Protuberanzen ist der Zweizeller gebildet. Er besteht aus einer grossen CD- und einer kleineren AB-Zelle, die je einen Interphasenkern enthalten: Stadium II/4* (Fig. 10). Nun flacht sich die AB-Zelle ab und schmiegt sich der CD-Zelle an. Zwischen AB und CD entsteht ein Hohlraum, das sog. „Blastozöl": Stadium II/5* (Fig. 11*a*, *b*). Gegen Ende dieser Phase entwickeln sich in CD die Asteren. Es beginnt damit

* Diese Stadien wurden bei den Experimenten verwendet.

Der zweite Furchungszyklus.

Allmählich kugelt sich AB wieder ab und es entsteht die zweite Furchungsspindel, zuerst in CD dann aber auch in AB: Stadium II/6 (Fig. 12). CD wird asymetrisch und in seiner Lage zu AB exzentrisch: Stadium II/7 (Fig. 13). Im folgenden Stadium II/8 (Fig. 14)

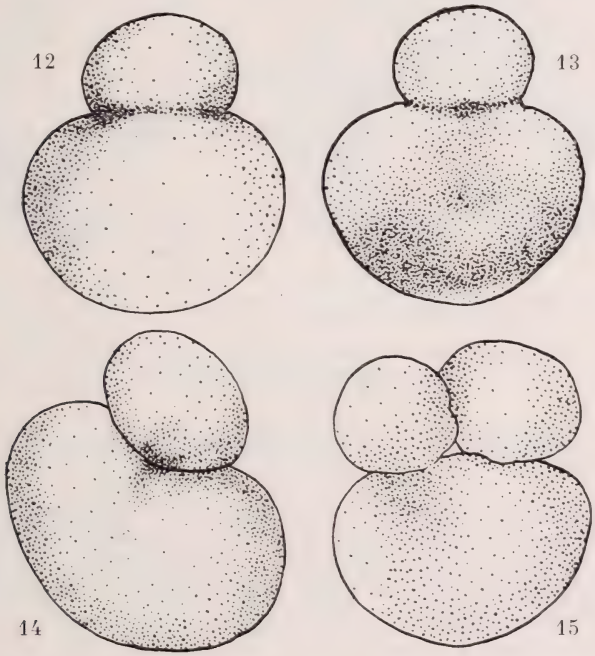


Fig. 12—15.
Formveränderungen der Normalkeime während des zweiten Furchungszyklus.

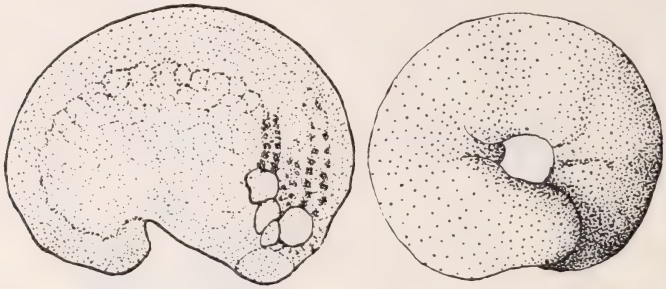
Fig. 12: Stadium II/6. Beide Zellen wieder rund. Metaphase der zweiten Furchungsmitose.
Fig. 13: Stadium II/7. Beginnende Asymmetrie von CD.
Fig. 14: Stadium II/8. Starke Asymmetrie von CD. C stark vorgewölbt. Ana-Telophase der zweiten Furchungsmitose.
Fig. 15: Stadium III. C ist abgeschnürt.

wird die Asymetrie noch ausgeprägter, wobei der eine Spindelpol in die asymetrische Hälfte der Blastomere zu liegen kommt.

Während der Telophase wird die C-Zelle von D abgeschnürt. Nun ist der Keim dreizellig und besteht aus den Zellen AB, C und D: Stadium III (Fig. 15). Etwas später als in CD haben sich auch in AB die Kerne geteilt und in der Folge trennen sich A und B,

wobei der Vierzeller entsteht mit den Makromeren A, B, C und D: Stadium IV.

Für die weiteren Entwicklungsstufen gelten die Bezeichnungen von Penners. Neu sind nur noch die Benennungen für das Stadium der beginnenden Längsstreckung des Embryos, das als „Kopf-



16 17

Fig. 16.
Kopfstadium. Embryo mit deutlichem Kopf. Teloblasten mit sprossenden Keimstreifzellen sichtbar.

Fig. 17.
Stadium Wu/1. Embryo wurmförmig, eine Windung.

stadium" bezeichnet wird, weil sich in ihm der Kopf deutlich abhebt (Fig. 16). Ferner Wu/1 und Wu/2 für den im Dotterhäutchen heranwachsenden Wurm, der in seiner Länge eine, bezw. zwei Spiralwindungen bildet (Fig. 17).

III. EINFLUSS ABGESTUFTER COLCHICIN-KONZENTRATIONEN AUF FURCHUNG UND EMBRYOBILDUNG

Wie in der Einleitung (Seite 110) auseinandergesetzt wurde, erwies es sich zunächst als notwendig, die gesamte Wirkungsbreite des Colchicins und insbesondere den Bereich zu bestimmen, in dem die Furchung blockiert wird. Da es darauf ankam, eine vollständige Reihe abgestufter Konzentrationen mit zahlreichen Keimen zu erhalten, habe ich mich auf die Lebendbeobachtung der Furchung beschränken müssen. Diese ist bei *Tubifex* als diagnostische Methode zulässig, denn: 1. zeigen die Keime in den einzelnen

Verdünnungsstufen auch innerhalb der grossen Bereiche besonders differenzierte Reaktionen, wie Stop einzelner Stadien und verschiedene Furchungsanomalien, und 2. sind die wesentlichen Furchungsstadien verhältnismässig leicht diagnostizierbar, da vor allem die jüngeren Furchungsstadien, bis 2My 1T durch ungleich grosse Zellen und die Bildung von Somatoblasten gut charakterisiert sind.

1. Die Wirkungsbreite

Sie kann bestimmt werden anhand folgender Kriterien (Lehmann 1942):

1. Furchung gestoppt [1]. Die Keime werden maximal vierzellig;
2. Furchung gestört, Zellmuster atypisch,
   a) keine Embryobildung, Stehenbleiben der Keime als sog. „Blastulae“ [2],
   b) Embryobildung (vereinzelt);
3. Furchung normal, Embryobildung nicht gestört.

Um die Wirkungsbreite zu ermitteln, wurden in 36 verschiedenen Konzentrationsstufen von 1 : 500 bis 1 : 10.000.000 insgesamt 91 Serien mit 342 Versuchskeimen und 144 Kontrollkeimen angesetzt. Ich verwandte für alle Versuche Eier im Stadium I/6 (beginnende Metaphase der ersten Furchungsteilung) und setzte für jede Konzentrationsstufe zwei bis drei Serien mit durchschnittlich drei Keimen an.

Die Eier eines Kokons zeigen in einer Konzentrationsstufe fast keine Streuung. Dagegen tritt eine Streuung der Entwicklungsleistung auf, wenn verschiedene Kokons in derselben Stufe geprüft werden. So kommt es, dass z. B. bei 1 : 500 von 38 Versuchskeimen 5 (= 13%) einzellig blieben, 20 (= 53%) als Zweizeller, 10 (= 26%) als Drei- und 3 (= 8%) als Vierzeller blockiert wurden. Ferner dass bei 1 : 200.000 7 Keime (= 64%) das 2- bis 4*d*-Stadium erreichten, daneben aber 3 Keime (= 27%) nur bis zum 2*d*-Stadium kamen und ein einziger Keim (= 9%) es nur bis zur unvollkommenen Anlage der vier ersten Mikromeren brachte. Nun liegen aber für mehrere Konzentrationsstufen die Befunde an einem einzigen Kokon mit wenigen Eiern vor. Für diese

---

[1] Der Ausdruck „Stop“ wurde aus Arbeiten in englischer Sprache übernommen und hat sich in der deutschsprachigen Colchicin-Literatur eingebürgert (z. B. Bucher). Ich verwende ihn der Einfachheit halber auch.

[2] Als „Blastulae“ werden atypisch gefurchte Gebilde aus mehr oder weniger zahlreichen Blastomeren bezeichnet, die nicht mehr mit Normalkeimen identifiziert werden können.

Konzentration	Absolute Zahlen: Anzahl Serien	Absolute Zahlen: Versuchskeime	Absolute Zahlen: Kontrollkeime	Prozentzahlen: Kol[3]	Stop spätestens im zweiten Zyklus: I	II	III	IV	Atypische Entwicklung: 1a–d	2d	2–4d	4d	2 My 1 T	aequ. Kstr.	Normal
10.000.000	1	6	3												100
2.000.000	2	8	3											12	88[2]
1.500.000	2	9	2											33	67[2]
1.250.000	1	4	0												100
1.000.000	4	10	5											30	70[2]
900.000	3	12	5											67	33[2]
800.000	2	7	4											20	71[2]
750.000	1	2	0											100	
700.000	3	16	3											69	31
600.000	3	13	5											85	15
500.000	3	7	4											58	42
400.000	2	9	3									78	22		
300.000	2	11	0								36	64			
250.000	2	7	3							28	58	14			
200.000	3	11	4						9	27	64				
175.000	1	5	0								100				
150.000	2	6	2								100				
140.000	1	5	4								100				
130.000	2	10	0						30	70					
120.000	1	6	0							100					
110.000	1	4	0							100					
100.000	3	13	4						62	38					
90.000	3	13	10						38	62					
80.000	2	4	4						100						
70.000	2	5	4						80	20					
60.000	3	8	4						100						
50.000	4	9	7					11	56	11	11[1]	11[1]			
45.000	3	19	8						63	37					
40.000	4	9	7					11	89						
30.000	1	2	3					100							
20.000	1	2	1				100								
10.000	1	2	2				100								
1.000	5	16	12			56	44								
750	2	10	5	40	20	70	10								
1 : 500	15	38	22	14±5	13±3	53	26	8							
Total	91	342	144		I	II	III	IV	1a–d	2d	2–4d	4d	2 My 1 T	aequ. Kstr.	normal

[1] S. 128 (saisonverschiedene Empfindlichkeit).
[2] S. 128 (Infektionen).
[3] S. 123 (Kontrollkeime, die um einen Furchungsschritt verspätet sind).

Stufe ist also die Variationsbreite der Entwicklungsleistungen nicht voll ersichtlich.

2. Die Konzentrationsabhängigkeit der Wirkung.

Aus dem vorliegenden Teil ist ersichtlich, dass insgesamt drei Konzentrationsbereiche mit verschiedener Entwicklungsleistung der Keime unterschieden werden können. Diese drei Bereiche zeichnen sich im grossen deutlich ab, jedoch überschneiden sich die Wirkungen der Grenzkonzentrationen.

Erster Bereich: Furchung gestoppt, die Keime werden maximal vierzellig.

Der Bereich umfasst die Verdünnungen von 1 : 500 bis 1 : 30.000 und ist am besten abgrenzbar. Die Furchung der Keime wird je nach der verwandten Konzentration, frühestens am Ende des ersten und spätestens am Ende des zweiten Mitosezyklus, also im Zwei-, Drei- oder Vierzellenstadium blockiert. In den am stärksten wirkenden Konzentrationen von 1 : 500 bis 1 : 1.000 wird der grösste Teil der Eier als Zweizeller, also am Ende des ersten Zyklus gestoppt, wobei es aber niemals sofort zu Zytolyse kommt.

Dagegen erscheinen fast keine Einzeller. Von den mit der Konzentration 1 : 500 behandelten Eiern blieben zwar 13 ± 5% einzellig. Die Blockierung als Einzeller darf aber meines Erachtens nicht als eine unmittelbare Folge der Colchicinwirksamkeit betrachtet werden, da von den unbehandelten Kontrollen ebenfalls 14 ± 5% (Ko I, s. Tab. II) nach der ersten Furchungsteilung einzellig blieben. Diese bildeten dann beim zweiten Furchungsschritt äquale Zweizeller. Das Unterbleiben der ersten Teilung scheint also eine Störung zu sein, die nicht durch das Colchicin, sondern durch andere Faktoren, vermutlich die mecha-

---

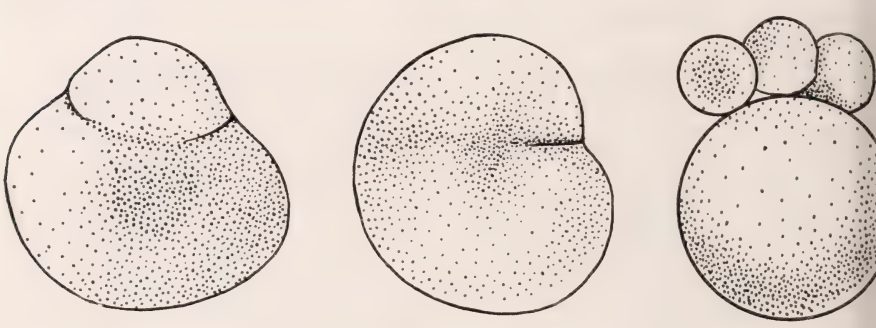
Tabelle II (S. 122).

Darstellung der Wirkungsbreite des Colchicins auf Grund der Entwicklungsleistung der Keime in Abhängigkeit von der Konzentration.

Auf der Abszisse sind die Entwicklungsstadien, auf der Ordinate die Konzentrationsstufen abgetragen. Behandlungsbeginn im Stadium I/6, vor der ersten Furchungsteilung, in der Konzentration 1 : 500. Die Zahl der auf die verschiedenen Entwicklungsstufen entfallenden Versuchskeime ist in % angegeben, wobei das Feld, das die grösste Prozentzahl enthält, fett umrahmt ist. Auf diese Weise ergeben die eingerahmten Felder zusammen ein kurvenartiges Bild der durchschnittlichen Entwicklungsleistung der Keime. Die Prozentangaben sind von 0,5 an aufgerundet. Die absoluten Zahlen sind in den Spalten Versuchskeime und Kontrollkeime zu suchen.

nische Schädigung beim Enthüllen der Keime bedingt ist. In der Folge bleiben jedoch die Versuchskeime einzellig, die Kontrollen aber werden zweizellig. Es muss also in den Colchicin-Keimen der zweite Furchungszyklus besonders giftempfindlich sein, wie in einem späteren Abschnitt noch bewiesen wird (S. 148). Dasselbe gilt auch für die Keime, die bei 1 : 750 einzellig geblieben sind.

Als weiterer Ausdruck hochgradiger Colchicin-Schädigung werden gelegentlich schon gebildete Zellgrenzen wieder aufgelöst, wie es von Keppel und Dawson (1939) für Froschkeime beschrieben wurde. So zeigt z. B. Figur 18*a* einen durch die Konzentration von 1 : 500 gestoppten Zweizeller. Figur 18*b* stellt denselben Keim



a *b* *c*

Fig. 18 *a*—*c*.

Rückbildung und Verschwinden gebildeter Zellgrenzen, sowie nachträgliche Abschnürung zellartiger Körper bei ein und demselben Keim. (Konz. 1 : 500) K I/5 Co_5 11.

Fig. 18*a*: Blockierter Zweizeller, eine Stunde nach Behandlungsbeginn.
Fig. 18*b*: Furche zur Hälfte aufgelöst, zwei Stunden nach Behandlungsbeginn.
Fig. 18*c*: Furche ganz verschwunden und Abschnürung zellartiger Körper. 48 Stunden nach Behandlungsbeginn.

nach einer Stunde dar. Die Furche ist schon zur Hälfte aufgelöst, und in Figur 18*c* erscheint der gleiche Keim wieder einzellig, hat aber einige dotter- und plasmahaltige Körper ausgestossen. Diese im Keiminnern ablaufenden Veränderungen lassen erkennen, dass die Keime trotz der Blockierung der Zellteilung nicht abgetötet worden sind.

Das Überleben wird auch noch durch eine weitere Erscheinung bewiesen. Wie schon erwähnt, liegen die gestoppten Keime nicht unverändert still, sondern sie machen ähnliche rhythmische Formveränderungen durch wie die sich normal teilenden Kontrollen. Der plasmatische Teilungsrhythmus scheint durch das

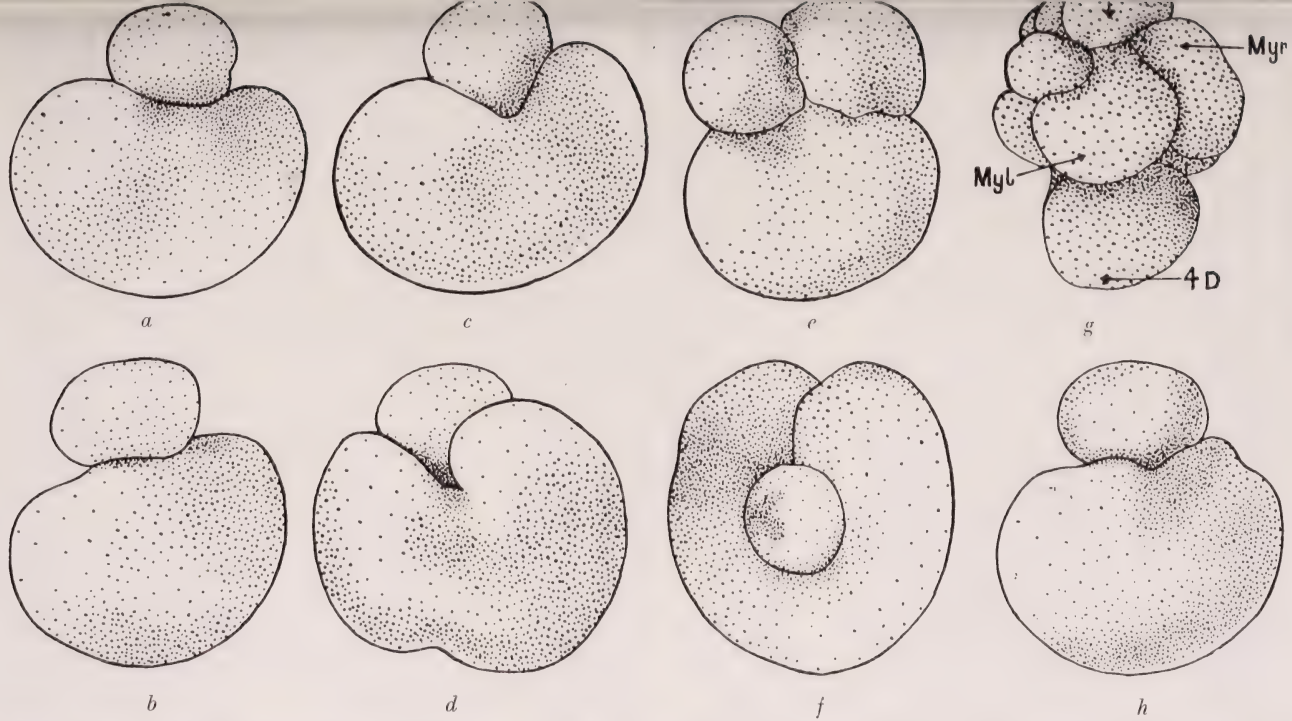


Fig. 19 *a—h*. — Rhythmische Formveränderungen während der zweiten Furchungsteilung. Obere Reihe: Kontrollkeime; untere Reihe: Versuchskeime. Sämtliche Keime in Aufsicht auf den animalen Pol. (Konz. 1 : 500) UW II/4 8 (Fig. 19 *f* K I/5 Co_5 8).

Fig. 19*a*: Stadium II/7.
Fig. 19*b*: Stadium II/7, 4 Stunden nach Versuchsbeginn.
Fig. 19*c*: Stadium II/8.
Fig. 19*d*: Stadium II/8, 4 Stunden 20 Minuten nach Versuchsbeginn.
Fig. 19*e*: Stadium III.
Fig. 19*f*: An der Abschnürung verhindert, CD wulstartig verformt, 5 Stunden nach Versuchsbeginn.
Fig. 19*g*: Stadium 2My 1T.
Fig. 19*h*: Als Zweizeller blockiert, 23 Stunden nach Versuchsbeginn.

Colchicin kaum beeinflusst zu werden, nur ist die vollständige Abschnürung weiterer Zellen verhindert. Am deutlichsten sind diese Formveränderungen während der zweiten Furchungsteilung zu sehen. Die Teilungsprotuberanzen beginnen in gleicher Weise bei Kontrollen wie auch bei den Versuchskeimen (Fig. 19*a*, *b*). Die grosse CD-Zelle wird immer asymetrischer, so als würde im nächsten Moment die Abschnürung der C-Zelle erfolgen (Fig. 19*c*, *d*). (Gelegentlich schneidet sogar eine Furche ein.) Die dritte Makromere erscheint aber nicht, und während sich die Kontrollen als Dreizeller wieder abrunden, verformt sich die CD-Zelle des Versuchskeims zu einem ringförmigen Wulst (Fig. 19*e*, *f*), um nach einiger Zeit wieder normale mehr oder weniger kugelige Form anzunehmen. In dieser Zeit haben die Kontrollkeime das Stadium 4*d*—2My 1T erreicht (Fig. 19*g*, *h*).

Bleiben die Keime mehrere Tage in der Colchicin-Lösung liegen, so erscheinen unter der Oberfläche der grossen CD-Zelle grössere und kleinere Blasen, die von einer hyalinen Flüssigkeit erfüllt sind (s. auch S. 143). Gelegentlich werden selbständige kugelige Körper ausgestossen, die dann frei im perivitellinen Raum schwimmen oder an der Zellmembran angeheftet bleiben (Fig. 18*c*).

Die Hemmung der Teilung von AB und CD während des zweiten Zyklus ist mehr oder weniger konzentrationsabhängig. Bei Konzentrationen von 1 : 500 bis 1 : 10.000 sind AB und CD blockiert: die Keime bleiben zweizellig. Bei Konzentrationen von 1 : 10.000 bis 1 : 20.000 teilt sich nur CD, AB aber nicht; die Keime werden dreizellig und bei Konzentrationen von 1 : 20.000 bis 1 : 30.000 teilt sich auch AB, sodass die Keime vierzellig werden.

Zweiter Bereich: Furchung gehemmt, Zellmuster atypisch.

Er umfasst die Konzentrationsreihe zwischen 1 : 40.000 und 1 : 1.000.000 und ergibt eine weitere Reihe typischer Resultate. Die Colchicin-Wirkung äussert sich darin, dass sich die Keime, einige Zeit nachdem sie ins Colchicin gebracht wurden, atypisch furchen und schliesslich aufhören sich zu teilen oder aber sich zu schlüpfreifen Würmern weiter entwickeln. Die Keime erreichen umso fortgeschrittenere Entwicklungsstadien, je schwächer die verwendeten Colchicin-Konzentrationen sind; die Wirkung verhält sich also wiederum direkt proportional zur Konzentration.

Der zweite Bereich lässt sich nicht völlig scharf vom ersten Bereich

abgrenzen. In den Verdünnungen bis 1 : 50.000 treten zuweilen noch gestoppte Vierzeller auf; auch werden einzelne Keime nachdem sie eine bis zwei Mikromeren gebildet haben blockiert, ohne dass sie sich vorher atypisch entwickelt hätten.

a) Keine Embryobildung.

Entwicklungsleistung: wenigzellige Blastula.

Bei den Konzentrationen von 1 : 40.000 an wird das erste Mikromerenquartett und von 1 : 90.000 an auch der erste Somatoblast (2*d*) angelegt. Das Furchungsmuster ist aber in den meisten Fällen schon vom Stadium des Vierzellers an gestört, besonders 2*d* ist oftmals kaum zu erkennen. Grosse und kleine, dotter- und plasmahaltige Zellen bilden vollkommen ungeordnete fünf- bis zwölfzellige Keime, die nach ihrem Aussehen als Blastulae bezeichnet werden. Die Entwicklung derart stark geschädigter Keime steht nach 20 bis 24 Stunden still; doch kann hier nicht mehr sicher von Blockierung gesprochen werden, denn es lässt sich bei der nun vorhandenen grösseren Zahl von Zellen nicht mehr kontrollieren, ob noch weitere Furchungen erfolgen, oder ob schon gebildete Zellgrenzen wieder aufgelöst werden. Nach 8—10 Tagen sedimentieren in den Keimen einzelne Zellen. Die daran anschliessende Zytolyse wurde von mir nicht abgewartet.

Entwicklungsleistung: vielzellige Blastula.

In den nächst niedrigeren Konzentrationen von 1 : 140.000 an, gelangen die Keime in die Stadien zwischen 2 und 4*d*, und von 1 : 300.000 an wird der zweite Somatoblast (4*d*) angelegt; doch bleiben auch sie als 20- und mehrzellige Blastulae stehen. Die Dauer der Weiterentwicklung bei 1 : 400.000 beträgt 25 bis 30 Stunden.

b) Embryobildung (vereinzelt).

Von 1 : 500.000 an treten vereinzelt schlüpfende Würmer auf. Wenn auch das Furchungsmuster immer noch leicht atypisch bleibt, so sind die Störungen doch nicht mehr so gross, dass die Embryonalentwicklung verhindert würde. Ganz allgemein ist die Entwicklungsdauer wesentlich verlängert und beträgt nun 2—3 Tage, z. T. noch mehr. Die „Kurve“ der Entwicklungsleistung scheint hier einen Sprung zu machen. Das erklärt sich daraus, dass die Struktur gewisser Stadien nicht selten schwer zu diagnostizieren ist und erst das Nichterscheinen der Keimstreifen eine sichere Entscheidung zulässt. Für diese Periode besteht die Gefahr einer schematisierenden Klassifizierung und deshalb auch die Möglichkeit, dass die „Kurve“ entgegen den wirklichen Verhältnissen, sprunghaft ansteigt.

An der obern Grenze dieses Bereichs werden vereinzelte Würmer schlüpfreif; doch finden wir noch bei 1 : 900.000 die Hauptmasse der Keime auf dem Stadium der Keimstreifanlage gehemmt. Ich habe darum als obere Grenze die Konzentration 1 : 1.000.000 gewählt, obgleich noch bei stärkeren Verdünnungen atypisch gefurchte Keime auf-

treten. Vermutlich rührt die Störung hier aber nicht mehr vom Colchicin her, sondern ist die Folge einer Infektion, wie sie in den langdauernden Versuchen durch das viele Öffnen der Zuchtschalen hie und da auftritt.

Dritter Bereich: Furchung normal, Embryobildung nicht gehemmt.

Er beginnt bei 1 : 1.000.000 und umfasst alle noch schwächeren Konzentrationen. Die Keime entwickeln sich mit wenigen Ausnahmen zu normalen Embryonen. Vereinzelte weisen noch ein gestörtes Furchungsmuster auf, wobei jedoch nicht festzustellen ist, wieweit diese Störung auf der Colchicin-Wirkung beruht. Dasselbe gilt auch für die Keime, die mit gestörter Keimstreifenanlage stehen blieben; denn diese waren alle mit Bakterien oder Pilzen infiziert.

3. Die Abhängigkeit der Colchicin-Empfindlichkeit von der Jahreszeit.

Im Verlauf der Untersuchungen über die Wirksamkeit verschiedener Konzentrationen, vor allem aber bei den später erwähnten Kurzversuchen (S. 150 ff.) stellte sich heraus, dass die in der kalten Jahreszeit behandelten Keime colchicinresistenter sind als die Eier der Sommermonate. Obgleich alle Versuche dieses Kapitels mit einer Ausnahme im Sommer durchgeführt wurden, möchte ich diese verschiedene Empfindlichkeit trotzdem hier besprechen; denn es ist damit zu rechnen, dass die Entwicklungsleistung im Sommer geringer sei als im Winter, und dass entsprechend die „Kurve" nach den fortgeschritteneren Stadien hin verschoben werde. Es handelt sich dabei offenbar nicht direkt um den Einfluss verschiedener Temperaturen, sondern vielmehr um eine typische saisonverschiedene Empfindlichkeit der Eier gegenüber der Colchicin-Wirkung. Dieser Befund könnte mit der im Abschnitt Entwicklungszeiten beschriebenen langsameren Furchung der Eier in der kalten Jahreszeit zusammenhängen.

Mit der Konzentration 1 : 50.000 wurden beispielsweise vier Serien durchgeführt (Tab. II), von denen eine im März, die andern aber im Juni und Juli. Die beiden im März behandelten Keime erreichten das Stadium *4d* bzw. 2 My 1T, beide mit atypischem Furchungsmuster. Demgegenüber wurden aber die im Sommer behandelten Keime schon während der Anlage des ersten Mikromerenquartetts gehemmt. Die normale Streuung umfasst einen Keim, der als Vierzeller gestoppt wurde und einen, der noch *2d* bildete. Die beiden Märzkeime liegen deutlich ausserhalb der Streuung. Da sie noch zu den Eiern der kalten Jahreszeit gehören, sind sie dementsprechend colchicinresistenter.

4. Diskussion.

Die Wirkungsbreite des Colchicins, wie sie durch die Dauerbehandlung des Stadiums I/6 festgestellt wurde, darf streng genommen zunächst nur zur Charakterisierung dieses Stadiums verwendet werden. Die Behandlung erfolgte mit voller Absicht stets auf diesem Stadium, um möglichst vergleichbare Resultate zu erzielen.

Diesem Vorteil steht gegenüber der Nachteil, dass wir über die etwas abweichenden Reaktionen jüngerer oder älterer Stadien nur ungenügend orientiert sind. So ergibt z. B. eine früher, nämlich im Stadium I/3 einsetzende Behandlung etwas andere Ergebnisse (S. 132 ff.). Ferner zeigen einige in neuerer Zeit von einem anderen Mitarbeiter von Prof. Lehmann durchgeführte Versuche, dass die Colchicin-Empfindlichkeit der *Tubifex*-Keime abnimmt, wenn die Behandlung in älteren Stadien beginnt (noch unveröffentlicht). Zum selben Ergebnis ist auch Waterman bei Fischembryonen (*Oryzias latipes*) gekommen.

Im folgenden beschränke ich mich auf die Versuche, bei denen die Behandlung auf Stadium I/6 begann.

1. Die Wirkungsbreite des Colchicins beim *Tubifex*-Ei entspricht dem in der Literatur angegebenen Bereich für Kaltblüter von 1 : 500 bis 1 : 1.000.000.

2. Die von Ries betonte gleichartige Wirksamkeit relativ grosser Konzentrationsbereiche findet sich auch bei dem Ei von *Tubifex*. Die Wirkung ist abhängig von der Konzentration und kann grob in drei Bereiche aufgeteilt werden:

a) Die Furchung wird im zweiten Furchungszyklus gestoppt, die Keime werden maximal vierzellig (1 : 500—1 : 30.000).
b) Die Furchung wird gestört, die Entwicklung der Keime läuft aber abnorm weiter und steht schliesslich still, oder führt vereinzelt zu Embryobildung (1 : 40.000—1 : 1.000.000).
c) Die Furchung wird nicht gestört und es erfolgt normale Entwicklung (über 1 : 1.000.000).

In den stärksten Konzentrationen bleiben die Keime, die im Stadium I/6 dem Colchicin ausgesetzt wurden, als Zweizeller blockiert. Die Hemmung durch das Alkaloid erscheint also hier

frühestens auf dem Zweizellenstadium. Damit bildet aber *Tubifex* nur scheinbar eine Ausnahme, denn nach den bisher vorliegenden Befunden werden sowohl die Eier von *Arbacia* (Nebel, Wilbur, Beams und Evans), als auch diejenigen von *Rana* (Keppel und Dawson) bei genügend frühzeitiger Behandlung schon als Einzeller blockiert. Die *Tubifex*-Keime dieser Versuchsreihe wurden aber erst nach dem Beginn der Metaphase der ersten Furchungsteilung in die Colchicin-Lösung gebracht. Das erklärt, dass die erste Furchungsmitose nicht aufgehalten werden kann (s. Diskussion zu Kap. IV).

Der Bereich des Stopps bei *Tubifex* erstreckt sich bis zu der Verdünnung von 1 : 30.000. Bei *Arbacia* reicht er bis 1 : 70.000 (Nebel), bei *Rana* dagegen nur bis 1 : 10.000 (Keppel und Dawson). In diesem Bereich werden die *Tubifex*-Keime maximal vierzellig. In schwächeren Konzentrationen erfolgt abnorme Furchung. Von 1 : 1.000.000 an entwickeln sich die *Tubifex*-Eier ohne sichtbare Störungen zu normalen Embryonen, *Arbacia*-Keime von 1 : 2.500.000 an. Dagegen werden Froschkeime durch die Verdünnung von 1 : 1.000.000 noch so stark geschädigt, dass sie nach drei Tagen zugrunde gehen. Aus der Arbeit von Keppel und Dawson ist indessen nicht ersichtlich, von welcher Konzentration an sich auch Froschkeime normal entwickeln. Diese Befunde belegen die grosse Breite der Bereiche eindeutig.

Der Vergleich mit den Ergebnissen der Literatur macht es wahrscheinlich, dass die Aufteilung der Wirkung in einzelne grosse Bereiche bei Behandlung mit abgestuften Konzentrationen auch bei anderen Objekten möglich ist. Wenn diese Einteilung bisher keine Anwendung fand, so ist das wohl darauf zurückzuführen, dass niemals eine vollständige Konzentrationsreihe geprüft wurde.

3. Die *Tubifex*-Eier sind ganz allgemein weniger colchicinempfindlich als *Arbacia*-Keime. Gegenüber den Eiern von *Rana* ist die Colchicin-Empfindlichkeit bei starken Konzentrationen etwas grösser, bei schwachen Konzentrationen dagegen wesentlich geringer.

IV. REAKTIONEN DES MITOSEAPPARATES BEI STARKER COLCHICIN-EINWIRKUNG

Aus den Versuchen mit abgestuften Konzentrationen hatte sich ergeben, dass durch einen relativ breiten Bereich starker Colchicin-Konzentrationen die Furchung während des zweiten Mitosezyklus völlig blockiert wird, dass dagegen die Meiose und der erste Furchungszyklus auch durch starke Lösungen deutlich weniger betroffen werden. So stellte sich die weitere Frage, ob die verschiedenartigen Reaktionen der Meiose, des ersten und des zweiten Mitosezyklus auch im zytologischen Bild zum Ausdruck kommen. Es ist die Aufgabe dieses Kapitels, die zytologischen Veränderungen während den vorerwähnten Entwicklungsperioden darzustellen. Bei diesen Versuchen habe ich stets die Dauerbehandlung mit der starken Konzentration von 1 : 500 angewandt.

1. Die Reifungsteilungen.

Zunächst untersuchte ich den Einfluss des Colchicins auf die Reifungsteilungen und brachte dazu die Keime in den Stadien I/1 und I/3 (vor und nach der ersten Reifungsteilung) in die Colchicin-Lösung. Insgesamt sind 4 Serien mit 13 Versuchskeimen und 16 Kontrollen vom Stadium I/1 an und 34 Serien mit 130 Versuchskeimen und 82 Kontrollen vom Stadium I/3 an beobachtet worden. Dabei ergab sich folgendes:

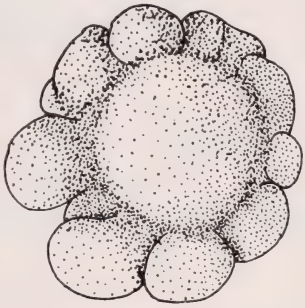


Fig. 20.
Gleichheit der zweiten Reifungsprotuberanzen bei behandelten u. unbehandelten Keimen (Konz. 1 : 500). Versuchskeim, Ansicht vom vegetativen Pol. Dazugehöriger Kontrollkeim: s. Fig. 4 *b*.

Äusserlich unterscheiden sich die mit Colchicin behandelten Keime von den Kontrollkeimen nicht. Die Protuberanzen sowohl der ersten als auch der zweiten Reifungsteilung sind in ihrer Dauer und ihren Formveränderungen normal (Fig. 20). Ebensowenig weichen die Keime in den glatten Stadien I/3, I/5 und I/6 von den

gleichalten Kontrollen ab. Die Richtungskörper werden überall abgeschnürt, die Polplasmen erscheinen normal, und die ersten Furchungsprotuberanzen beginnen bei behandelten wie bei den Keimen in Zuchtlösung gleichzeitig. Daraus ist zu ersehen, dass zum mindesten das Tempo und der grobe Ablauf der Reifungsvorgänge durch das Colchicin nicht verändert werden. Das liesse vermuten, dass die Reifungsteilungen unter dem Colchicin-Einfluss überhaupt nicht gestört werden. Betrachten wir nun noch geschnittene Meiosen, so zeigt sich immerhin, dass die zweite Reifungsspindel gegenüber den Kontrollen meist etwas reduziert und ungeordnet ist. Es kann allerdings über das Aussehen der mit Colchicin behandelten Meiosen nichts sicheres ausgesagt werden, da zu wenig Material vorliegt.

2. Die Befruchtung.

Eine Serie von fünf Versuchskeimen und vier Kontrollen enthält Vorkerne, die umgeben von einem plasmatischen Hof in der Eimitte liegen. Die Plasmazone, welche die Kerne der Versuchskeime umgibt, ist im allgemeinen etwas kleiner als die der Kontrollen und einzelne der behandelten Kerne sind kleiner und dichter als diejenigen der Normalkeime. Diese zytologischen Unterschiede sind aber nicht sehr auffällig. Wie einige später (S. 132 ff.) zu erwähnenden Befunde erkennen lassen, müssen jedoch während der Reifung schon Veränderungen durch das Colchicin erzeugt worden sein. Sie sind aber derart, dass sie bis jetzt weder morphologisch noch zytologisch sicher nachgewiesen werden konnten. Das wird durch meine Beobachtungen an insgesamt 138 Serien mit 143 Versuchskeimen hinreichend belegt.

3. Der erste Furchungszyklus.

Hierbei unterscheiden sich die Keime, die vor der zweiten Reifungsteilung in die Colchicin-Lösung kamen, deutlich von den nach der zweiten Reifungsteilung behandelten.

a) Behandlung vor der zweiten Reifungsteilung.

1. Furchungsablauf. — Von den 52 Versuchskeimen blieben 26 (= 50 ± 7%) einzellig und 26 (= 50%) wurden mindestens zweizellig. Dagegen waren von 36 Kontrollkeimen nur 3 (= 9 ± 4%)

zunächst ungeteilt. Der Vergleich dieser beiden Zahlen zeigt, auch nach Berücksichtigung des mittleren Fehlers, dass bei diesen Keimen das Unterbleiben der ersten Furchungsteilung colchicinbedingt ist. Das legt aber auch den Verdacht nahe, dass zahlreiche Störungen des Teilungsapparates während der ersten Furchungsteilung erscheinen werden.

2. Diese Erwartung wird durch die zytologische Untersuchung bestätigt. — Die ersten Anzeichen der Colchicin-Wirkung treten in der Prophase der ersten Furchungsteilung auf. Einzelne Kerne sind schwach pyknotisch und werden vor der Bildung der Chromosomen nicht so stark aufgelockert wie die der Kontrollkeime (Fig. 21*a*, *b*). Die schon im vorhergehenden Abschnitt erwähnte plasmatische Zone, in der der Kern liegt, ist in den Versuchskeimen gelegentlich

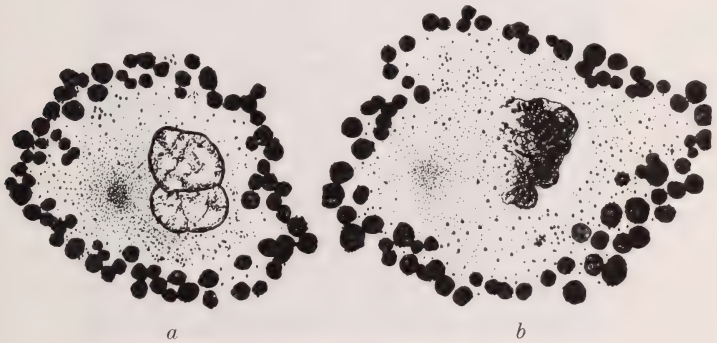


Fig. 21 *a*—*b*.

Verschiedene Struktur der Prophasenkerne des ersten Furchungszyklus bei behandelten und unbehandelten Keimen.

Fig. 21*a*: Stadium I/5. Kontrollkeim, Prophasenkerne blasig. R I/3 Co_5 2.
Fig. 21*b*: Stadium I/5. Versuchskeim, Aster gebildet aber Kern sehr dicht. (Konz. 1 : 500.) Auf Stadium I/3 behandelt. 5 Stunden 20 Minuten nach Versuchsbeginn. 1F I/3 Co_5 1.

Dotterkörner schwarz.

etwas weniger umfangreich; trotzdem entstehen aber normale Asteren.

In der folgenden Metaphase äussert sich die Colchicin-Wirkung wesentlich mannigfaltiger (Fig. 22*a*). Als wohl leichteste Störung finden sich Spindeln in normaler Grösse, die an einem Pol auffasern. Die einzelnen Stränge liegen nicht mehr konzentrisch, sondern verlaufen zwischen die Dotterschollen, und die Spindel ist aufgesprengt. Die Chromosomen sehen normal

aus und sind zur Äquatorialplatte angeordnet, die aber durch das Aufreissen der Spindel etwas aufgelockert ist (Fig. 22*b*).

Eine schwerere Störung besteht darin, dass die Spindel mehr oder weniger stark reduziert ist und die einzelnen Phasen nicht mehr so regelmässig verlaufen wie in den Kontroll-Mitosen (Fig.

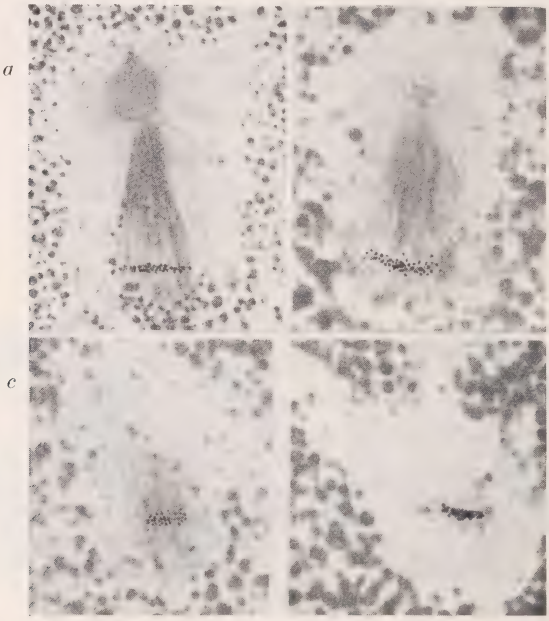


Fig. 22 *a—d*.

Verschiedene Grade colchicinbedingter Störungen bei der ersten Furchungsmetaphase (Konz. 1 : 500).

Fig. 22*a*: Stadium I/6. Kontrollkeim. 6Z 17*b*.
Fig. 22*b*: Stadium I/6. Versuchskeim. Leichte Form der Störung, Spindel an einem Pol aufgelockert. Auf Stadium I/3 behandelt, 4 Stunden nach Versuchsbeginn. 1F I/3 Co_5 3*a*.
Fig. 22*c*: Stadium I/6. Versuchskeim. Schwerere Form der Störung, Spindel stark reduziert und unregelmässig, Asterhof sehr klein. Auf Stadium I/3 behandelt. 5 Stunden nach Versuchsbeginn. 1F I/3 Co_5 4*a*.
Fig. 22*d*: Stadium I/6. Versuchskeim. Schwerste Form der Störung, pyknotische Chromosomen, keine Spindel. Auf Stadium I/3 behandelt, 3 Stunden nach Versuchsbeginn. 1F I/3 Co_5 2.

22*c*). Die dort die Spindel umhüllende Plasmaschicht fehlt bei den Versuchskeimen oftmals fast ganz, sodass die Spindel direkt von Dotterkörnern umgeben ist. Der Aster ist ebenfalls verkleinert und fehlt in schwereren Fällen völlig. Die Chromosomen sind verkleinert und schwach pyknotisch. Allerdings kann über diese Formen der

Störung nicht viel gesagt werden, da im ganzen nur zwei derartige Spindeln vorliegen. In den am stärksten betroffenen Keimen ist der achromatische Apparat fast oder ganz aufgelöst (Fig. 22*d*). Zuweilen finden sich noch kleine, kümmerliche Spindeln; die Asteren dagegen sind völlig verschwunden. Das Chromatin liegt in der Form pyknotischer chromosomenartiger Bröckel inmitten einer plasmatischen Zone. Von Chromosomen kann dabei kaum gesprochen werden. Sowohl die färbbaren als auch die achromatischen Komponenten der Teilungsfiguren sind zum grössten Teil nicht vorhanden, doch fand ich in den am stärksten geschädigten Keimen immer noch beide Teile, wenn auch nur spurenweise. Es lässt sich nicht entscheiden, ob die Bilder derart stark betroffener Mitosen als Folgen der obenerwähnten leichten Mitose-Störungen auftreten, oder ob es sich dabei von vornherein um stärker beeinflusste Keime handelt. Von 27 fixierten Metaphasen hatten 8(= 30%) schwere Anomalien und nur 2 (= 7%) erschienen vollkommen normal. Die restlichen 17 (= 63%) wiesen alle mehr oder weniger starke Veränderungen auf. Von Ana- und Telophasen liegen nur wenige Schnitte vor, sodass darüber nicht viel gesagt werden kann. Im allgemeinen unterscheiden sich diese Stadien nicht stark von den Kontrollstadien, doch fand ich in einer Serie Telophasen mit asterenlosen, stark verkleinerten Spindeln. Die Chromosomen waren zum Teil pyknotisch, aber gleichwohl auseinandergewichen.

b) *Behandlung nach der zweiten Reifungsteilung.*

1. Furchungsablauf. — Die Keime bleiben in der Regel, wie schon im vorhergehenden Kapitel erwähnt, als Zweizeller stehen. Gelegentlich treten aber auch ungefurchte Eier auf. Durch eine Reihe von zusätzlichen Versuchen wurden die auf Seite 123 angeführten Zahlen noch erweitert. Von insgesamt 157 Keimen, die während den ersten Furchungsprotuberanzen fixiert wurden (die im III. Kapitel, Seite 123, angegebenen Keime sind in diesen Zahlen inbegriffen), blieben 9 (6 = 2%) ungeteilt und 148 (= 94%) waren mindestens zweizellig. Von 72 unbehandelten Kontrollen blieben 5 (= 7 = 3%) nach der ersten Furchungsteilung einzellig.

Vergleicht man die Zahl der zunächst ungeteilt gebliebenen Kontrollen mit der der einzelligen Versuchskeime, berücksichtigt man ferner den mittleren Fehler (in = %-en angegeben), so ergibt

sich wiederum, dass die Einzelligkeit der Versuchskeime nicht als Colchicin-Schädigung angesehen werden darf, gibt es doch sogar prozentual weniger ungeteilte Versuchskeime als Kontrollen. Das lässt die Erwartung zu, dass nur geringe oder gar keine Störungen des Mitoseapparates gefunden werden.

2. Betrachten wir die Kerne in der ersten Furchungsmitose. — Von den 17 Versuchskeimen, die nach der zweiten Reifungsteilung, also im Stadium I/6 behandelt und während des ersten Teilungszyklus fixiert wurden, zeigt keiner gegenüber den Kontrollen irgendwelche zytologischen Abnormitäten. Die meisten Keime befinden sich in der Telophase. Ihre Karyomeren sind normal. Das entspricht der Beobachtung, dass der erste Furchungsschritt der nach der zweiten Reifungsteilung behandelten Keime vom Colchicin nicht sichtbar beeinflusst wird. Aus den Ergebnissen von *a*) und *b*) kann zusammenfassend festgehalten werden:

Wenn die Keime vor der zweiten Reifungsteilung in Colchicin gebracht werden, so wird die erste Furchungsteilung in der Hälfte aller Fälle blockiert. Bei einer entsprechenden Zahl von Keimen ist auch der Teilungsapparat mehr oder weniger stark reduziert.

Bei den nach der zweiten Reifungsteilung behandelten Keimen dagegen weisen die erste Furchungsteilung und die Struktur des Teilungsapparates keine sichtbaren Störungen auf.

Das bedeutet also, dass der Grad der Störung vom Behandlungsbeginn abhängt und dass das Colchicin schon während der Reifung zu wirken beginnt, trotz des Fehlens von eindeutig feststellbaren zytologischen Störungen.

4. Die Interphase.

In der Interphase zwischen erster und zweiter Furchungsteilung sind die Versuchskeime ein- oder zweizellig. Im Innern von AB und CD liegen inmitten einer plasmatischen Zone die sog. „Ruhekerne". In diesem Stadium unterscheiden sich die meisten vor und nach der zweiten Reifungsteilung behandelten Keime kaum voneinander. Von 42 geschnittenen Versuchskeimen hatten 41 normale Kerne. In den Kontrollkeimen sind die Kerne, je nachdem die Fixierung zu Beginn oder zu Ende der Interphase geschah, etwas dichter und stärker gefärbt oder erscheinen aufgelockert und lassen sich nur schwach anfärben. Genau gleich verhalten sich auch die

Versuchskeime. Interessanterweise hatten 7 von 8 fixierten Einzellern, die vor der zweiten Reifungsteilung behandelt wurden, je 2 (normale) Kerne (die sich von denen der Kontrollen nicht zu unterscheiden schienen). Das weist darauf hin, dass die plasmatische Teilung unabhängig von der Kernteilung durch das Colchicin gehemmt wird. Ein einziger Keim enthielt nur noch Spuren von pyknotischem Chromatin und feine Faserrestchen. Dieser Keim (es ist der einzige von 42 Keimen, s. oben) setzt die Reihe der auf Seite 135 beschriebenen Mitosestörungen fort.

5. Der zweite Furchungszyklus.

Mit dem Beginn der Prophase zur zweiten Furchungsteilung setzen in den CD-Zellen die ersten, bei allen Keimen deutlich sichtbaren Colchicin-Störungen ein (Lehmann und Woker, 1940). Während sich bei den Kontrollen beidseitig der Kerne das Plasma verdichtet und Strahlungen bildet, hatten von 41 Versuchskeimen

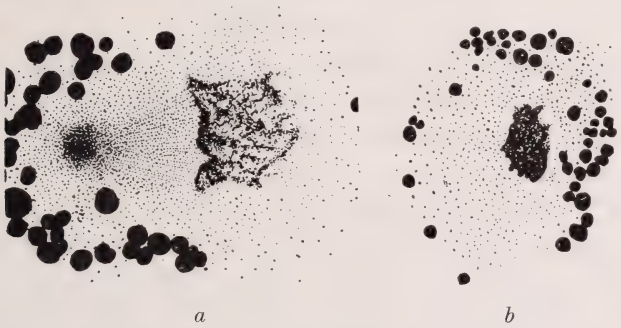


Fig. 23 *a—b*.

Verschiedene Struktur der Prophasenkerne des zweiten Furchungszyklus bei behandelten und unbehandelten Keimen.

Fig. 23*a*: Stadium II/5. Kontrollkeim, Kernmembran im Verschwinden. Aster gebildet. J2F I/3 Co_5 3.
Fig. 23*b*: Stadium II/5. Versuchskeim, Kern sehr dicht, kein Aster gebildet. Auf Stadium I/3 behandelt, 22 Stunden nach Versuchsbeginn. (Konz. 1 : 500.) J2F I/3 Co_5 3. Dotterkörner schwarz.

nur 11 (= 27%) diese Plasmaverdichtungen und in keinem Fall fand sich ein deutlich ausgeprägter Aster (Fig. 23 *a*, *b*). Die restlichen 30 (= 73%) zeigten nicht die geringsten Merkmale einer beginnenden Strahlung. Bei den Keimen mit asterenartigen Plasmaansammlungen handelt es sich mit einer Ausnahme (im Stadium I/3 behandelt) durchwegs um solche, die unmittelbar vor der zweiten

Furchungsteilung in Colchicin gebracht wurden, der Wirkung somit am wenigsten lang ausgesetzt waren. In den auf die Prophase folgenden Mitose-Stadien (Tafel, Fig. *a*, *b*) vollzieht sich sehr rasch eine mehr oder weniger gänzliche Auflösung des gesamten Teilungsapparates. Die verschiedenen Grade der Auflösung seien im folgenden kurz dargestellt (Tafel, Fig. *c*—*f*).

a) Von 62 untersuchten Keimen hatten noch 8 (= 13%) eine einigermassen deutliche Spindel gebildet, in der die Chromosomen zu einer meist undeutlichen Aequatorialplatte angeordnet waren (weiterentwickelte Mitosen als Metaphasen wurden in keinem Fall gefunden). Diese Keime sind wohl die am schwächsten geschädigten (Tafel, Fig. *d*). Mit zwei Ausnahmen, die im Stadium I/3 und während der Befruchtung behandelt wurden, sind es wiederum Eier, die erst während der ersten Furchungsmitose zu Beginn der Protuberanzenbildung in Colchicin gebracht wurden.

b) In 35 Keimen (= 57%) fanden sich Ansammlungen von Faserstrukturen mit kleinen, pyknotischen Chromatinbröckeln, wobei die einzelnen Fasern teils spindelartig gerichtet, teils stark verschlungen oder auch vollkommen ungeordnet verliefen. Zweifellos handelt es sich bei diesem Fasermaterial um Reste unvollständiger Spindeln und Asteren. Es ist die nächsthöhere Stufe der Störung (Tafel, Fig. *e*).

Es fällt nun auf, dass in 71% aller Keime Fasermaterial gefunden wurde, während es in den Prophasekeimen nur bei 27% auftrat. Da es sich zum Teil um sehr junge Prophasen handelte die fixiert wurden, so vermute ich, dass bei etwas längerem Zuwarten noch wesentlich mehr Keime Fasern gebildet hätten.

c) Immerhin wären bestimmt nicht in jedem Fall Spindelfasern entstanden; das beweisen die 12 Keime (19%), in denen nur noch Reste von pyknotischem Chromatin gefunden wurden ohne jede Spur von Faserstruktur im Plasma (Tafel, Fig. *c* und *f*).

d) Sieben Keime (11%) endlich schienen vollkommen „leer" zu sein, d. h. sie enthielten weder Faserreste noch Stücke von Chromatin. Es handelt sich dabei um den schwersten Grad der Colchicin-Wirkung, der überhaupt festgestellt werden konnte. Die Kontrollen zu diesen Keimen hatten alle schon die Telophase erreicht.

Aus den gemachten Beobachtungen geht hervor, dass während der zweiten Furchungsmitose unter dem Einfluss des Colchicins der

gesamte Teilungsapparat zusehends aufgelöst wird. Die Auflösung setzt ein mit dem Beginn des Mitosezyklus und endet während der Metaphase. Ich habe bei 1 : 500 keine Keime gefunden, die das Stadium der Anaphase erreichten; dabei variieren die Formen der Auflösung sehr stark. Zwischen den vor und nach der zweiten Reifungsteilung behandelten Keimen besteht nur insofern ein gradueller Unterschied, als die länger beeinflussten Keime im allgemeinen stärker geschädigt sind als die später und damit entsprechend kürzer behandelten. Aus den Schnittbildern ist indessen nicht klar ersichtlich, ob stets die restlose Auflösung der Mitose-Strukturen nur bei stärkster Schädigung erfolgt und ob nicht bei schwächer gestörten Keimen dauernd Reste von Kern- und Spindelplasma erhalten bleiben. Die Kerne der AB-Zellen lösen sich in gleicher Weise auf, wenn sie sich kurze Zeit nach dem Mitosebeginn in CD zur Teilung anschicken.

6. Die Zytologie behandelter Keime bei lang dauernder Entwicklung.

Die Abschnitte 1—5 stellen die colchicinbedingten Störungen bei den verschiedenen Phasen gleichsam in statu nascendi, unmittelbar vor Einstellung der Furchung dar. Die nun folgenden Beobachtungen geben eine Übersicht über den Zustand der Keime, die noch tagelang weiter lebten, zu verschiedenen Zeiten nach der endgültigen Blockierung der Furchung. Dabei stellte sich die Frage nach dem Verbleib des Teilungsapparates, der ja wie festgestellt in zahlreichen Keimen aufgelöst worden war. Aus 32 Versuchsserien wurden 84 Keime in den Stadien IV bis Keimstreif frühestens nach 6 und längstens nach 72 Stunden Behandlungsdauer fixiert. Die Tabellen III und IV geben die hauptsächlichen Befunde wieder.

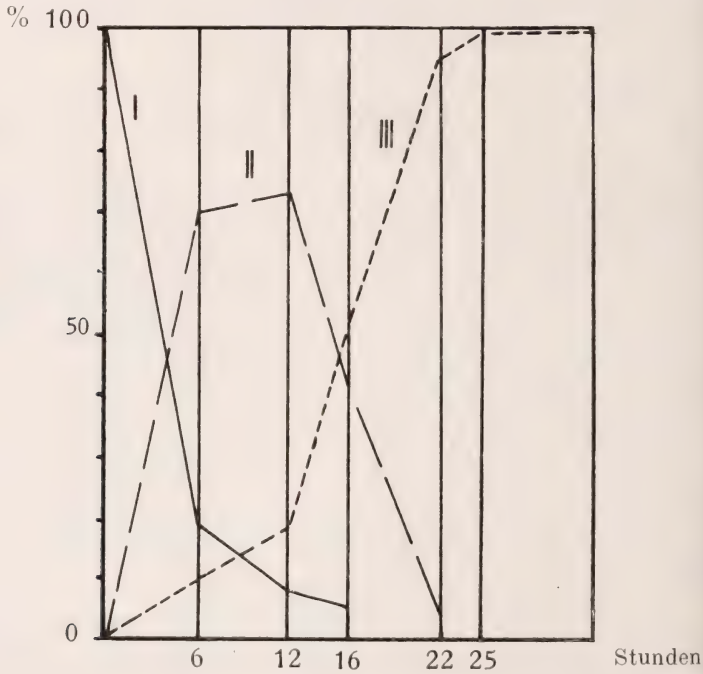
a) Im vorhergehenden Abschnitt wurden bereits Keime erwähnt, in denen immer noch vereinzelt chromatisches und Spindelmaterial auftrat. Diese letzteren finden sich noch, wenn auch in zunehmend geringerer Zahl, nach ca. 16 Stunden der Colchicinbehandlung. In einzelnen Versuchsserien wurde noch nach 22 bezw. 25 Stunden Behandlungsdauer, neben „Neubildungen" von Chromatin, Fasersubstanz gefunden (s. Fussnoten 5 und 6 von Tabelle III). Die dazugehörige Kurve beginnt mit 100%, wenn die Keime in die Colchicinlösung gelegt werden und noch in normaler

TABELLE III.

Stadium der Kontrollkeime beim Fixieren	Durchschnittliche Behandlungszeit in Stunden	N	I Chromatin und Faserreste		II „Leer"		III Verdichtungen und Pseudokerne	
			%	N	%	N	%	N
Vierzeller	6	10	20	2	70	7 [2]	10	1
Mikromerenanlage	12	11	9	1	73	8	18	2
Erster Somatoblast	16	34	6	2 [1]	44	15 [3]	50	17 [4]
Zweiter Somatoblast	22	20			5	1	95	19 [5]
Teloblastenanlage	25	8					100	8 [6]
Embryobildung	72	1					100	1

[1] Ein Keim mit Verdichtungen.
[2] Ein Keim entmischt.
[3] Zwei Keime entmischt.
[4] Ein Keim mit Resten von pyknotischem Chromatin
[5] Drei Keime mit schwach faserigem Plasma.
[6] Ein Keim mit wenig, zwei mit viel Faserplasma.

TABELLE IV.



TABELLEN III UND IV.

Gehalt an Chromatin und achromatischen Bestandteilen nach Dauerbehandlung.

Tabelle III enthält in drei Spalten den Gehalt an chromatischer und Fasersubstanz. In der Spalte I sind die Keime vermerkt, in denen noch pyknotisches Chromatin und Reste zerstörter Faserstrukturen auftraten. Die Spalte II umfasst alle Keime, die „leer" erschienen. In der Spalte III endlich

Weise Chromatin und Fasern enthalten. Sie sinkt dann sehr rasch ab, auf 20% nach 6 Stunden und endet nach 16 Stunden bei 6%. Die Keime, in denen noch später Faserstrukturen auftraten, sind nicht berücksichtigt worden, da sie daneben vermutlich wieder Chromatin in anderer Form enthalten.

b) Die Kurve der „leer" befundenen Keime beginnt bei 0%, steigt rapid an und erreicht ihren höchsten Punkt nach 12 Stunden mit 73%. Das bedeutet, dass nach 12 Stunden Behandlungsdauer, wenn in den Kontrollkeimen die Mikromeren gebildet werden, der grösste Teil aller Versuchskeime kernlos ist, trotzdem noch alle Keime leben. Von da an sinkt der Kurvenverlauf eben so rasch wieder ab und endete nach 22 Stunden mit 5%. Aus diesem Bild der Kurve ist zu ersehen, dass es sich bei dem „Leersein" um einen einmaligen, vorübergehenden und durch das Colchicin hervorgerufenen Zustand handelt, der rund 20 Stunden dauert. Es lassen sich dann weder morphologisch noch mit den angewandten histochemischen Methoden irgendwelche Kernstrukturen nachweisen. Das bedeutet aber nicht, dass nicht doch in irgend einer Form derartiges Material vorhanden ist; es ist nur bis dahin noch nicht gelungen, es sichtbar zu machen.

c) Dieser Zustand des vorübergehenden Fehlens von chromatischem Material wird gefolgt von einer Phase, in der in zunehmendem Masse „kernartige Neubildungen" auftreten (Fig. 24 *a*—*e*). Schon nach 6—10 Stunden, wenn die Kontrollen vierzellig geworden sind und die ersten Mikromeren bilden, tauchen im Plasma rundliche Verdichtungen auf, die ähnlich aussehen wie aufgelockerte Prophasenkerne (Fig. 24*a*). Diese Gebilde, in jüngeren Stadien eines pro Zelle, in älteren mehrere, liegen dicht unter der Zelloberfläche im Plasma, von dem sie sich

---

sind diejenigen Keime eingetragen, die noch genauer zu besprechende, neue Formen von chromatischem Material enthalten. In drei voranstehenden Kolonnen ist das Stadium angegeben, das die Kontrolle im Moment der Fixierung erreicht hatte, ferner die durchschnittliche Dauer der Colchicin-Einwirkung und N, d. h. die als 100% angenommene absolute Zahl der Versuchskeime.

Tabelle IV gibt dieselben Zahlen in Kurvenform wieder. Auf der Ordinate sind die Prozente und auf der Abszisse ist die Behandlungsdauer abgetragen. Die Kurven I, II und III entsprechen den Werten, die in den obenerwähnten drei Spalten angegeben sind. Sie gehen von der 0. Stunde aus, d. h. vom Behandlungsbeginn.

nur durch eine etwas dichtere Struktur und deshalb dunklere Färbung unterscheiden. Sie färben sich in Feulgen nicht, können darum auch nicht ohne weiteres als Kernmaterial angesprochen werden.

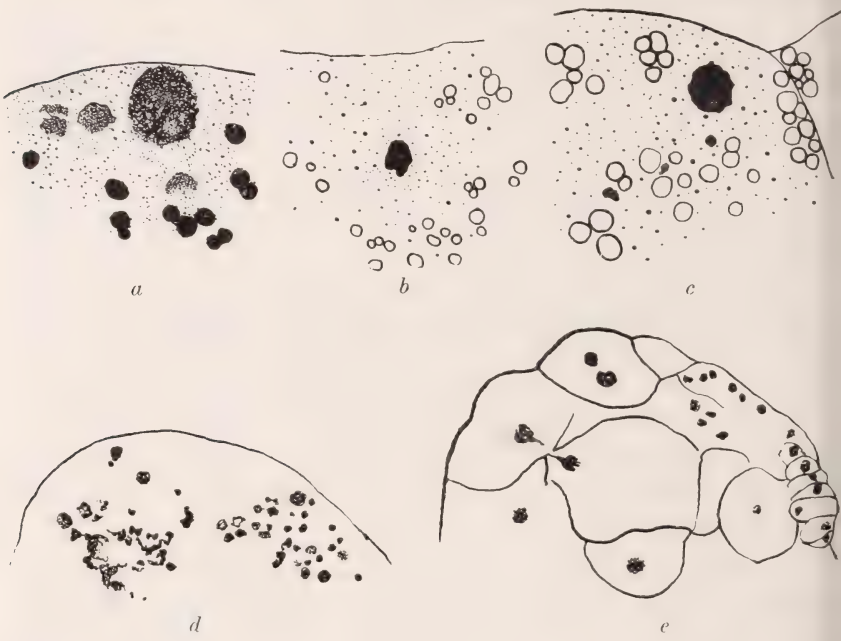


Fig. 24 *a—e*.
Verschiedene Stufen chromatischer Neubildungen.
(Konz. 1 : 500.)

Fig. 24*a*: Versuchskeim mit einer grossen und vier kleinen Verdichtungen im Plasma. Auf Stadium I/5 behandelt, 44 Stunden nach Versuchsbeginn. K I/5 Co_5 6. Dotterkörner schwarz, Verdichtungen dunkel

Fig. 24*b*: Versuchskeim mit „Pseudokern". Auf Stadium II/4 während 50 Minuten behandelt. 19 Stunden nach Versuchsbeginn. UW II/4 9.

Fig. 24*c*: Versuchskeim mit grossem „Pseudokern" und drei kleinen. Auf Stadium I/5 behandelt, 29 Stunden 35 Minuten nach Versuchsbeginn. K I/5 Co_5 8. Fig. *b* und *c* Dotterkörner konturiert, Pseudokerne schwarz.

Fig. 24*d*: Versuchskeim, ungeteilt mit zahlreichen „Pseudokernen". Aus derselben Serie wie 24*c*, 70 Stunden 05 Minuten nach Versuchsbeginn.

Fig. 24*e*: Kontrollkeim, im Keimstreifstadium mit zahlreichen Zellen. Aus derselben Serie wie 24*c*, 70 Stunden 05 Minuten nach Versuchsbeginn. Zellkerne schwarz.

In der Phase, die dem 2*d*-Stadium entspricht, enthalten 24% der Keime solche Gebilde. In weiteren 20% finden sich feulgenpositive, gleichmässig gefärbte Körper von der Grösse eines Dotterkorns und grösser (Fig. 24*b*). Sie enthalten Thymonukleinsäure (Feulgen +) wie die Zellkerne und werden

darum als „Pseudokerne" bezeichnet. Zunächst findet sich ein derartiger Pseudokern pro Zelle. In älteren Stadien werden sie etwas zahlreicher und grösser. Es ist nicht klar, wie sie sich vermehren, ob durch Teilung oder Neubildung; in keinem Fall konnten irgendwelche mitotischen oder amitotischen Teilungsfiguren beobachtet werden.

Besonders aufschlussreich ist in dieser Beziehung eine Versuchsserie, deren Keime in verschiedenen Altersstadien fixiert wurden. Wenn die Kontrollen 2 und 4*d* erreicht haben, enthalten die Zellen der Versuchskeime je einen Pseudokern (Fig. 24*b*). Später, im Kontrollalter der Teloblastenanlage fixiert, finden sich neben einem grösseren Pseudokern mehrere kleine (Fig. 24*c*). Es ist fraglich, ob es sich dabei um Abkömmlinge des einen grossen handelt oder um Neubildungen. Figur 24*d* endlich, zeigt einen Keim, dessen Kontrollen sich im Stadium der sich vereinigenden Keimstreifen befinden, mit zahlreichen Pseudokernen aller Grössen. In diesem Stadium enthalten auch die Kontrollen schon sehr viele Kerne (Fig. 24*e*).

Neben den kräftig rot (Feulgen) gefärbten Pseudokernen finden sich aber noch gleich aussehende Gebilde, die mit Feulgen nicht reagieren. Offenbar handelt es sich hier um Neubildungen von Kernmaterial. Diese lassen sich nur schwer zueinander in Beziehung setzen. Sie können allenfalls nach ihrem Aussehen, ihrer Feulgenfärbbarkeit und nach dem Zeitpunkt ihres Erscheinens systematisiert werden; doch ist damit noch gar nichts über ihre Bedeutung ausgesagt. Die Erscheinungsformen sind sehr mannigfaltig und es ist nicht klar, ob es sich um verschiedene Neubildungen handelt, die gleichzeitig entstehen, oder nur um eine einzelne, die mit zunehmendem Alter ihr Aussehen verändert, wobei eine Form aus der andern entsteht und die eventuell gewissen Schwankungen im Thymonukleinsäuregehalt unterworfen sind. Das wäre möglicherweise der Grund für die verschiedene Färbbarkeit.

Im Hinblick darauf, dass neben den 70% leeren Keimen noch solche gefunden werden, die Reste von Chromatin enthalten, fragt es sich sogar, ob nicht in gewissen Fällen die Pseudokerne direkt als letzte, pyknotische Kernreste zu betrachten, bezw. aus solchen hervorgegangen sind. Diese Vermutung könnte jedoch höchstens für 30% der Keime zutreffen.

Zum Schluss sei noch erwähnt, dass die schon im vorhergehenden Kapitel (S. 126) beschriebenen Blasen, die unter der Zelloberfläche

sichtbar werden, nun als Vakuolen in den Schnitten deutlich sichtbar sind (Fig. 25). Das unter der Oberfläche liegende Plasma der lange behandelten Keime zeigt oftmals eine schaumartige Struktur mit zahlreichen, mehr oder weniger grossen Vakuolen.

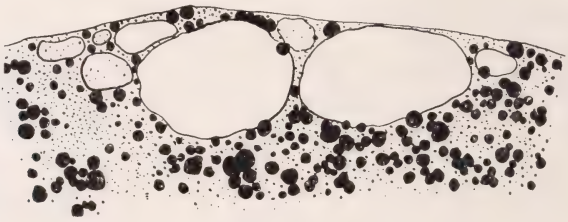


Fig. 25.

Versuchskeim mit randständigen Vakuolen. Auf Stadium II/4 während 50 Minuten behandelt. 60 Stunden 20 Minuten nach Versuchsbeginn. (Konz. 1 : 500) UW II/4 8. Dotterkörner schwarz.

7. Diskussion.

Die in diesem Kapitel geschilderten Reaktionen von Plasma und Kern auf die Colchicin-Einwirkung sind so vielgestaltig, dass sie nur mit Hilfe einer systematischen Übersicht erörtert und mit den Resultaten der Literatur verglichen werden können.

A. *Auflösung der normalen Mitose-Strukturen.*

Es muss unterschieden werden zwischen den Reaktionen der plasmatischen Komponenten und denen des Kerns.

1. Reaktionen des Plasmas.

a) Verhinderung der Zellwandbildung und nachträgliche Auflösung von Zellwänden. — Schon im vorhergehenden Kapitel habe ich darauf hingewiesen, dass der Einfluss starker Colchicin-Dosen die Keime am Abschnüren einer dritten Makromere verhindert und dass sich zuweilen schon vollständig oder zum Teil durchgeschnürte Furchen wieder auflösen (S. 124, Fig. 18 *a*—*c*). Diese Erscheinung beobachteten Keppel und Dawson bei Froschkeimen, ferner Nebel, der seinerseits in der Verhinderung der Zellwandbildung die leichteste Form der Colchicin-Einwirkung sieht.

b) Auf die sog. Oberflächenunruhe während der Telophase hat v. Möllendorff hingewiesen. Diese Erscheinung

entspricht der für *Tubifex* beschriebenen Protuberanzenbildung, die in den vorbereitenden Phasen der Zellteilung auftritt. Sie wird vom Colchicin nicht unterdrückt. Wenn aber die Zelldurchschnürung selbst, also die Endphase der Mitose, unter dem Einfluss des Colchicins unterbleibt, so dauern die Protuberanzen wesentlich länger, wie auch Bucher feststellen konnte. Die wulstartige Verformung der an der Teilung verhinderten CD-Zelle (S. 125, Fig. 19*e*, *f*) ist nichts anderes als der Ausdruck einer zeitlich ausgedehnten Oberflächenunruhe.

Einige flüchtige Beobachtungen weisen darauf hin, dass ähnliche Protuberanzen in blockierten Keimen auch später jedesmal auftreten, wenn die Kontrollkeime eine weitere Zelle abschnüren.

Gestoppte Keime können noch nach mehreren Tagen wesentliche Formveränderungen durchmachen, wobei zuweilen einzelne zellartige Gebilde abgeschnürt werden (Fig. 18*c*).

c) Im Innern gestörter Zellen kommt es zur Reduktion der Asteren, oftmals bis zu deren völligen Auflösung; doch werden gelegentlich noch nach längerer Zeit vereinzelte Fasern gefunden, die letzte Reste des Asterapparates sein könnten. In schwereren Fällen wird seine Bildung entsprechend den Angaben von Nebel überhaupt unterdrückt.

d) Bei starker Störung macht das Plasma häufig einen „etwas degenerierten Eindruck“ (Bucher) und enthält Vakuolen (Fig. 25).

2. Reaktionen des Kerns.

Hierbei handelt es sich um die eigentlichen Erscheinungen der Karyoklasie (Dustin).

a) Die achromatischen Strukturen. — In leichtesten Fällen fasert die Spindel auf (Fig. 22 *a*—*d*), was bis dahin in der Literatur noch nicht angeführt wurde. Bei schwereren Störungen (Tafel, Fig. *c*—*f*) wird die Spindel reduziert, oftmals mit ungeordneter Lage der Chromosomen in der Äquatorialplatte, oft vollständig aufgelöst oder überhaupt nicht gebildet, in Analogie zu der Reaktion der Asteren. Dieser Befund entspricht dem bereits bekannten Verhalten der Spindel und ist von Dustin, Nebel u. a. ausführlich beschrieben worden.

Die Spindelbildung ist nicht an das Vorhandensein von Asteren gebunden, wie zahlreiche asterlose Spindeln zeigen. Bei stärker

betroffenen Mitosen wiederholte sich oftmals das Bild, dass das Chromatin und die Spindel in gleicher Weise degeneriert waren. Das scheint mir dafür zu sprechen, dass die Spindel bei *Tubifex* nicht wesentlich empfindlicher ist als das Chromatin.

b) Das Chromatin. — Die Beobachtungen über die Auflösung des chromatischen Kernanteils decken sich wiederum weitgehend mit denen der Literatur (Dustin, Chodkowsky, Ries u. a.).

Es bestätigt sich also, dass das Colchicin zum mindesten bei tierischen Zellen nicht nur die achromatischen Strukturen des Kerns, sondern auch die chromatischen Bestandteile zum Teil schwer verändern kann. Folgende Grade der Colchicin-Schädigung können bei *Tubifex* unterschieden werden:

aa) Verminderung der Zahl der Chromosomen durch Verklumpung (Beginn der Pyknose (Nebel)), entsprechend dem leichten Typ der Störung (I) nach Bucher (Tafel, Fig. *c*, *d*, *f*).

bb) Wenige pyknotische Bröckel (Beginn der Rhexis, Stufe II von Bucher) (Tafel, Fig. *e*).

cc) Gänzliche Auflösung. Diese Erscheinung wurde bis dahin noch nicht beobachtet und kann meines Erachtens als vollkommene Rhexis gelten. Ich möchte aber ausdrücklich darauf hinweisen, dass es sich bei dem „Leersein" um einen vorübergehenden, nur bei *Tubifex* beobachteten Zustand handelt (S. 141), bei dem mit den angewandten Färbemethoden keinerlei Kernstrukturen nachgewiesen werden [1]. Es ist durchaus denkbar, dass sich das Chromatin während dieser Zeit dennoch in irgendeiner Form erhält und mit andern Methoden sichtbar gemacht werden könnte.

3. Reaktionen der einzelnen Mitose-Phasen, bezw. Verlauf der Auflösung.

a) Die Interphase zeigt keine eindeutigen Merkmale der Colchicin-Störung.

b) Während der Prophase des zweiten Furchungszyklus treten zwar erste Anzeichen der Colchicin-Wirkung (Reaktionen des

[1] Zur Anwendung gelangten, neben der Feulgen'schen Reaktion auf Thymonukleinsäure, die Färbung nach Unna-Pappenheim mit Methylgrün-Pyronin, sowie eine Kombinationsfärbung mit Hämalaun, Orange G und Blauschwarz.

Asterapparates (NEBEL) und beginnende Pyknotisierung des Kerns) auf. Aber diese Phase zeigt noch keine Zeichen maximaler Schädigung. Das deckt sich mit dem von BUCHER (S. 297) gegebenen Schema, wonach die Prophasen auch von starken Colchicin-Konzentrationen nur leicht betroffen werden.

c) Die eigentlichen Formen der Auflösung finden sich aber ausschliesslich in den Metaphasen. Sie ist die weitaus colchicinempfindlichste Periode im Mitosezyklus (BUCHER, v. MÖLLENDORFF u. a.). In ihr finden sich die Colchicin-Mitosen oder Stathmokinesen (DUSTIN) und bei starker Störung werden sämtliche Teilungsstrukturen aufgelöst. Trotzdem sind aber gewisse Teilzustände nicht betroffen (Oberflächenunruhe).

B. *Neubildungen.*

Den Formen der Auflösung stehen gewisse Neubildungen gegenüber; diese bleiben aber vermutlich auf den Kern beschränkt.

a) Neben den schwach färbbaren Verdichtungen von kernartiger Struktur im Plasma, die vorläufig nicht erklärt werden können, entstehen die stark feulgenpositiven Pseudokerne. Letztere könnte man sich zum Teil aus Resten von pyknotischem Chromatin entstanden denken. Da sich aber anfänglich nur wenige und später zahlreiche Pseudokerne finden, müssen sie zum Teil neugebildet werden und sich ziemlich stark vermehren (S. 141). Auf die Beziehungen der beiden Erscheinungen zueinander habe ich schon bei ihrer Beschreibung hingewiesen (S. 141 ff.). In diesem Zusammenhang möchte ich an die erstmals von DUSTIN beschriebenen „sphérules" erinnern. Das sind feulgenpositive Kugeln, die nach Trypaflavinbehandlung in den Zellen der Lieberkühn'schen Drüsen auftreten. Auch BUCHER befasst sich kurz mit dieser Erscheinung. Sonst fand sich in der Literatur nichts Analoges. Die Pseudokerne müssen also vorerst als eine besondere Leistung der *Tubifex*-Keime nach Colchicin-Behandlung betrachtet werden.

b) Es ist recht auffallend, dass in späten Stadien überall derartige Neubildungen auftreten, die sich zusehends vermehren, dagegen aber niemals irgendwelche Fasersubstanz und auch keinerlei Reste von Spindel- und Asterenplasma.

C. *Die verschiedenartige Empfindlichkeit des ersten und des zweiten Mitose-Zyklus und der Reifungsteilungen.*

Die Reifungsteilungen sind, soweit das wenige Material überhaupt ein Urteil zulässt, ziemlich unempfindlich gegenüber der Colchicin-Wirkung.

Die erste Furchungsteilung wird auch bei genügend langer Behandlung ca. in der Hälfte aller Fälle vom Colchicin offenbar nicht beeinflusst. In der andern Hälfte finden sich alle Grade der Colchicin-Störung bis zu starken Pyknosen (Stufe II von Bucher), niemals aber vollständige Auflösung des Teilungsapparates. Die auftretenden Störungen fallen also nicht aus dem üblichen Rahmen der Colchicin-Wirkung; es besteht lediglich ein gradueller Unterschied gegenüber der Beeinflussung des zweiten Furchungszyklus.

Dafür könnte nach Lehmann (1943) folgende Erklärung gegeben werden: Lehmann (1938) hat nachgewiesen, dass die Viskosität im *Tubifex*-Ei während der ersten Furchungsteilung stark ansteigt. Wilbur (1940) zeigt, dass bei *Arbacia* dieser Anstieg der Viskosität nach Colchicin-Behandlung unterbleibt und sieht darin die Ursache der Colchicin-Wirkung. Beams und Evans (1940) haben bei *Arbacia* gefunden, dass der folgende Teilungsschritt nur dann unterdrückt werden kann, wenn der Colchicin-Einfluss vor dem Höhepunkt der Gel-Bildung einsetzt. Nehmen wir nun für *Tubifex* dasselbe Verhalten an, so müsste dementsprechend schon die erste Furchungsteilung stark geschädigt werden. Dies trifft aber nicht zu. Deshalb vermutet Lehmann (1943), dass event. das Sperma, das bei der Aktivierung der Gel-Strukturen zweifellos stark beteiligt ist, schon einen weitentwickelten, die Gel-Bildung auslösenden Mechanismus mitbringen könnte. Dieser wäre dementsprechend weniger colchicinempfindlich.

Die zweite Furchungsteilung wird in allen Fällen geschädigt und zeigt auch sämtliche Grade der Auflösung bis zur vollständigen Rhexis; sie ist also am empfindlichsten. In der mir zugänglichen Literatur fand ich keine Angaben darüber, dass bei andern tierischen Eiern die Reifungsteilungen, die erste und die zweite Furchungsteilung, eine so deutlich verschiedene Colchicin-Empfindlichkeit zeigen.

D. — Aus den Abschnitten A bis C ergibt sich folgendes Bild der Colchicin-Wirkung:

Gestört werden bestimmte Strukturen des Plasmas (Aster- und Zellwandbildung) und die Bestandteile des Kernteilungsapparates.

Der Colchicin-Einfluss führt aber nicht nur zu Störungen und Hemmung, sondern auch zu Neubildungen (Pseudokerne). Das Colchicin ist also nach allem nicht nur ein rein karyotropes Gift, denn es greift in starker Konzentration gewisse plasmatische Strukturbildungen genau so an wie die Gebilde des Kerns.

Nicht gestört wird die Protuberanzenbildung (Oberflächenunruhe) und wahrscheinlich der plasmatische Teilungsrhythmus überhaupt. Ob dieser aber das normale Tempo wirklich beibehält, wurde nicht näher untersucht. Die Frage muss daher noch offen bleiben.

In Analogie zu Bucher und gestützt auf meine eigenen Befunde (Oberflächenunruhe und Neubildungen) muss darum der Ausdruck „Mitosestop" (Ludford) abgelehnt werden. Es erfolgt zwar eine Blockierung der Furchung (Stathmokinesen Dustin), dagegen werden die obengenannten Teilprozesse nicht blockiert und somit findet auch keine vollständige Stillegung aller zellulären Lebensvorgänge statt. Das äussert sich vor allem in tagelangem Überleben der teilungsunfähigen Keime.

V. PHASENSPEZIFISCHE COLCHICIN-EMPFINDLICHKEIT DER KERNSTRUKTUREN NACH DEM ERSTEN FURCHUNGSZYKLUS

Aus den im Kapitel IV mitgeteilten Beobachtungen ergab sich, dass der zweite Furchungsmitosezyklus der *Tubifex*-Eier besonders colchicinempfindlich ist. So stellte sich die Aufgabe, diese Periode genauer zu erfassen. Das kann geschehen einmal mit Hilfe von Dauerbehandlung, die auf verschiedenen Phasen des ersten und zweiten Zyklus einsetzt und dann mit Hilfe von Kurzbehandlung, die sich nur auf zeitlich begrenzte Abschnitte des zweiten Zyklus erstreckt.

1. Dauerbehandlung.

Bei dieser Behandlungsart wurden die Keime auf drei verschiedenen Stadien des ersten und zweiten Furchungszyklus in die Colchicin-Lösung 1 : 500 gebracht und darin bis zur Fixierung belassen. Es sind die Stadien I/6, II/4 und II/5 (vgl. Tab. I).

Im Stadium I/6 haben die Eier das Meta- bis Anaphasenstadium des ersten Furchungsmitosezyklus erreicht. Auf dem Stadium II/4 sind die Keime in der frühen Interphase. Stadium II/5 beginnt in der späten Interphase der Kerne, kurz vor der Entstehung der Asteren des zweiten Zyklus.

In diesen Versuchen wurden 16 Keime der Stadien I/6 und II/4 d. h. solche, die unmittelbar vor oder nach der ersten Furchungsteilung in die Colchicin-Lösung kamen, mit zwei Ausnahmen (einzellig) als Zweizeller blockiert, wie es nach den früheren Resultaten zu erwarten war (S. 123, 135).

Die Behandlung der Keime, die vor der zweiten Furchungsmitose stehen (Stadium II/5), verhindert die Abschnürung der dritten Zelle kaum mehr. Von 27 Versuchskeimen in sieben Serien blieben nur 3 (= 11%) zweizellig. Die restlichen 24 (= 89%) erreichten zum mindesten das Dreizellenstadium. Dort wurden sie, abgesehen von wenigen Ausnahmen, die sich noch etwas weiter (bis zum Stadium 2*d*) entwickelten, gestoppt.

Diese Resultate zeigen, dass es vom Behandlungsbeginn abhängt, ob die Keime zweizellig bleiben oder drei- bis vierzellig werden. Das bedeutet aber, dass es im Zweizellen-Stadium eine zeitliche Grenze gibt, vor welcher der Colchicin-Einfluss die zweite Furchungsmitose noch blockiert. Nachher einsetzende Behandlung kann das Abschnüren einer weiteren Zelle nicht mehr verhindern. Diese Grenze liegt am Ende von Stadium II/4, unmittelbar nach der ersten Furchungsteilung, wenn die Kerne am Anfang der Interphase sind.

2. Die Kurzbehandlung.

In den bisher erwähnten Fällen blieben die Keime bis zum Versuchsabbruch in der Colchicin-Lösung (1 : 500). Nun erhob sich die Frage: wie verhalten sie sich, wenn sie nur bis zu der genannten zeitlichen Grenze (s. oben) in der Colchicin-Lösung gehalten und nachher wieder in Zuchtlösung gebracht werden? Überschreiten sie das Stadium des Zweizellers oder bleiben auch sie gestoppt, mit andern Worten: wie weit können sie sich von der Colchicin-Schädigung erholen?

Diese Frage konnte nur durch Anwendung der sog. „Kurzbehandlung“ beantwortet werden. Die Keime wurden nach zeitlich abgestufter

Tabelle V.

Die Entwicklungsleistung einzelner Serien in zeitlich abgestufter Behandlung.

Diese ist hier in ähnlicher Weise dargestellt wie bei den Konzentrationsversuchen. Die Felder, die die grösste Prozentzahl von Keimen enthalten, sind mit einer dicken Linie umrahmt, sodass dadurch eine graphische Übersicht entsteht. Auch hier müssen dieselben Vorbehalte wie bei den Konzentrationsversuchen gegenüber der zahlenmässigen Sicherung der Befunde angebracht werden. Es handelt sich oftmals nur um eine einzelne Versuchsserie pro Zeitstufe.

Im Stadium I/6 behandelt							Im Stadium II/4 behandelt							Im Stadium II/5 behandelt						
Behandlungsdauer in Minuten	Anzahl Serien	Versuchskeime	Kontrollkeime	Normal	Gestörte Furchung	Blockiert	Behandlungsdauer in Minuten	Anzahl Serien	Versuchskeime	Kontrollkeime	Normal	Gestörte Furchung	Blockiert	Behandlungsdauer in Minuten	Anzahl Serien	Versuchskeime	Kontrollkeime	Normal	Gestörte Furchung	Blockiert
				%	%	%					%	%	%					%	%	%
2							2	1	3	2	100			2						
5							5	1	3	2	100			5						
10							10	1	3	2	100			10						
15	2	4	4	100			15	4	14	6	29	71		15	6	16	8	100		
20	1	1	2	100			20	1	3	2		100		20	1	2	2	100		
30	1	3	2	100			30	1	3	2		100		30	3	7	5		29	57 14[2]
40	1	4	2	100			40	1	3	2		100		40	1	2	2		50	50
50	1	2	2	100			50	4	13	8			100	50	1	2	2		50	50
60	1	2	2	100			60	2	7	4			100	60	3	8	6		25	25 50
70	1[1]	11	4	64	18	18	70	1	3	2			100	70	1	3	2			100
Total	8	27	18			IV III II	Total	17	55	32			IV III II	Total	16	40	27			IV III II

[1] Diese Serie hatte während der Behandlung bereits Stadium II/4 erreicht. Daraus erklären sich vermutlich die abnorm gefurchten und blockierten Keime.

[2] 14 % = 1 Keim, vergl. den entsprechenden Prozentsatz bei Dauerbehandlung von Stadium II_5 (S. 137).

Behandlungsdauer wieder in Zuchtlösung gebracht und darin bis zur Fixierung belassen. Auf diese Weise gelingt es, den Colchicin-Einfluss feiner zu dosieren und in einzelne zeitlich begrenzte Wirkungsbereiche aufzuteilen.

Die mit dieser abgestuften Kurzbehandlung erzielten Resultate sind in Tabelle V zusammengestellt und werden im folgenden für die einzelnen Furchungsstadien betrachtet.

a) Eier auf dem Stadium I/6, die vor der ersten Furchungsteilung stehen, werden in ihrer Entwicklungsfähigkeit durch das Colchicin, wenn es weniger lang als eine Stunde einwirkt, auffallend wenig beeinflusst. Die Keime entwickeln sich normal bis zu schlüpfenden Würmern. In keinem Fall fand ich ein deutlich abnormes Furchungsmuster. Erst wenn die Behandlung der Keime so lange dauert, dass sie in der Colchicin-Lösung das Stadium II/4 erreichen, so teilen sie sich nicht mehr weiter und bleiben als Zweizeller stehen.

b) Bei Keimen des Stadiums II/4 dagegen bewirkt schon 15′-Bd.[1] Störung der Furchung. Darunter ist das bereits auf Seite 126 beschriebene Fehlen typischer Zellgruppen zu verstehen. Je länger die Colchicin-Einwirkung dauert, desto stärker werden die Störungen. Nach 50′-Bd. werden die Keime ausnahmslos als Zweizeller gestoppt.

c) Die im Stadium II/5 und später behandelten Keime können nur ausnahmsweise als Zweizeller blockiert werden. Im Gegensatz zu den Keimen aus Stadium II/4 ertragen sie noch ohne sichtbare Störung 20′-Bd. Nach 30′-Bd. werden sie zum Teil als Dreizeller gestoppt, zum Teil furchen sie sich abnorm weiter. Erst nach 70′-Bd. bleiben alle Keime als Dreizeller stehen.

Wie die drei Versuchsgruppen zeigen, kommen nach Kurzbehandlung drei verschiedene Entwicklungsleistungen vor: Die Keime können sich normal entwickeln, oder aber abnorm, oder überhaupt nicht mehr und bleiben als Zwei- bezw. Dreizeller stehen.

Dabei ist II/4 das empfindlichste der drei Stadien. Dies zeigt sich, wenn wir fragen, wie lange die Behandlungsdauer sein darf, ohne die Normalentwicklung zu gefährden. Diese noch erträgliche Behandlungsdauer beträgt im Stadium I/6 bis zum Stadium II/4

[1] *xx*′-Bd. bedeutet: *xx*-Minuten Behandlungsdauer.

ca. 70 Minuten, im Stadium II/4 10 und im Stadium II/5 15 Minuten.

Besonders auffällig ist hier der grosse Unterschied in der Empfindlichkeit von Stadium I/6 und II/4. Während bei Stadium I/6 eine Behandlungsdauer von mehr als einer Stunde die Weiterentwicklung noch nicht beeinträchtigt, wird den auf Stadium II/4 behandelten Keimen die Fähigkeit zu normaler Weiterentwicklung schon nach 15′-Bd. genommen.

In ähnlicher Weise lässt sich für die drei Stadien die Frage stellen, welche Behandlungsdauer eine, wenn auch nicht normale, so doch gestörte Furchung erlaubt. Diese Zeit beträgt für II/4 45 Minuten und II/5 60 Minuten. Für I/6 lässt sich diese Frage nicht beantworten. Denn auch eine Behandlungsdauer von 70 Minuten vermag die normale Weiterentwicklung nicht zu verhindern. Eine weitere Ausdehnung der Behandlungsdauer ist nicht möglich, da schon nach 60—70 Minuten das Stadium II/4 erreicht wird. Man könnte höchstens die Behandlung vor Beginn des Stadiums I/6 beginnen lassen. Dieser Versuch wurde jedoch nicht ausgeführt. So bestätigen auch diese Beobachtungen die relative Unempfindlichkeit des Stadiums I/6 gegenüber II/4. Dieses erweist sich auch hier als noch etwas empfindlicher als das Stadium II/5.

Endlich erhebt sich für die drei Stadien die Frage, welche minimale Behandlungsdauer genügt, um die Teilungen des zweiten Furchungs-Mitosezyklus zu blockieren. Für Stadium I/6 lässt sich diese Frage aus denselben Gründen, wie oben erwähnt, nicht beantworten. Bei Stadium II/4 ist für die Blockierung eine minimale Behandlungsdauer von 50 und für II/5 eine solche von 70 Minuten erforderlich. Wiederum erscheint II/4 als das empfindlichste, I/6 als das unempfindlichste der drei Stadien.

Die Resultate der Dauerversuche aus Kapitel IV lassen immerhin auf eine schwächere aber schwankende Colchicin-Empfindlichkeit der Stadien vor II/4 schliessen. Denn in diesen Versuchen wurden nur ca. 50% der Keime blockiert. Dagegen blieben auch bei Dauerwirkung alle Keime, die während der Colchicin-Behandlung das Stadium II/4 erreichten, ausnahmslos stehen. Daraus geht die starke und konstante Colchicin-Empfindlichkeit dieses Stadiums hervor.

Auch bei Stadium II/5 kann Kurzbehandlung, wie wir sahen, die weitere Furchung stillegen; aber im Gegensatz zu Stadium II/4

kann hier die Teilung der CD-Zelle nicht mehr unterdrückt werden. Diese Keime bleiben erst als Dreizeller stehen. Auf die Erscheinung, dass durch die Colchicin-Wirkung, wenn sie zu spät einsetzt, der nächste Teilungsschritt nicht mehr aufgehalten werden kann, haben schon Beams und Evans (1939) beim Secigelei hingewiesen. Übereinstimmend mit ihren Erklärungen kann man annehmen: obschon sich die Eier zunächst noch in der Interphase befinden, sind doch offenbar die vorbereitenden Prozesse für das Zustandekommen der Teilung von CD schon abgeschlossen und können vom Colchicin nicht mehr rückgängig gemacht werden.

Alle hier erwähnten Befunde weisen gemeinsam auf die besonders hohe Colchicin-Empfindlichkeit von Stadium II/4 hin und lassen es wenigstens für die von mir eingehend untersuchte Frühentwicklung als die „kritische" Phase des zweiten Zyklus erscheinen und zwar gekennzeichnet durch verschiedene Entwicklungsleistungen: Normalentwicklung, abnorme Furchung und Stop der weiteren Teilungsschritte (vgl. Woker 1943, Fig. 1).

Im folgenden seien noch die Resultate von zwei verschiedenartigen Versuchen, die mit wenigen Serien angestellt wurden, erwähnt. Sie dienen dazu, die Erscheinung der kritischen Phase genauer zu charakterisieren.

1. Die Versuche zur Ermittlung der kritischen Phase wurden fast alle im Winter durchgeführt. Bei einer Wiederholung der Versuche im Sommer zeigte sich auch für die kritische Phase die schon auf Seite 128 ff. allgemein beschriebene erhöhte Empfindlichkeit der Keime. In den Wintermonaten ist für das Stadium II/4 mindestens eine Behandlungsdauer von 50 Minuten erforderlich, um die Keime als Zweizeller zu blockieren; dagegen genügen im Sommer bereits 15 Minuten Behandlungsdauer. Von 12 Keimen, die während 15 Minuten im Stadium II/4 behandelt wurden, blieben 8 (= 67%) zweizellig, der Rest wurde in den Stadien II und IV aufgehalten. Auch in diesen Zellen fanden sich Pseudokerne und Reste von pyknotischem Chromatin und Fasersubstanz.

2. Um festzustellen, bis zu welcher Verdünnung der Colchicin-Lösung die Entwicklung durch Kurzbehandlung eben noch blockiert werden kann, habe ich die Eier der kritischen Phase während 50 Minuten verschieden starken Colchicin-Konzentrationen ausgesetzt. Dabei ergab sich folgendes (vgl. Woker 1943, Fig. 2):

In den Konzentrationen bis 1 : 2.000 werden die Keime als Zweizeller gestoppt. Stärkere Verdünnungen bewirken eine atypische Weiterentwicklung und bei mehr als 30.000 Teilen Zuchtlösung auf einen Teil Colchicin entwickeln sich normale Würmer.

Da es sich hier um die Resultate einer einzigen Versuchsserie mit nur 16 Keimen handelt, sind die Zahlen nicht ausreichend gesichert. Immerhin seien sie in Kürze mit denen der Konzentrationsversuche bei Dauerbehandlung verglichen. Dort blieben noch bei 1 : 30.000 alle Keime als Vierzeller stehen, während sich hier nach Kurzbehandlung mit derselben Konzentration bereits Embryonen entwickeln. Wir sehen zudem, dass bei auf 50 Minuten begrenzter Einwirkung des Colchicins eine erheblich stärkere Mindestkonzentration, nämlich 1 : 2.000 erforderlich ist, um die Teilung zu blockieren.

3. Zytologie kurzbehandelter Keime.

Die drei Behandlungsstadien unterscheiden sich, wie wir sahen, durch ihre Colchicin-Empfindlichkeit. Die verschiedene Reaktionsweise wird noch deutlicher, wenn man gleichzeitig mit den Veränderungen des Furchungsmusters auch die Zytologie betrachtet, besonders nach zeitlich abgestufter Behandlung.

Die Keime wurden während bestimmter Zeit behandelt und hernach einzeln wieder in Zuchtschalen gebracht und darin weitergezüchtet, bis die zugehörigen Kontrollen das Stadium *4d* (Anlage des zweiten Somatoblasten) erreicht hatten. Dann wurden sie zusammen mit den Kontrollen fixiert.

Das Stadium I/6 (Metaphase der ersten Furchungsteilung) erscheint bei 60′-Bd. und weniger auffallend unempfindlich. Von diesen Keimen wurden keine Schnitte angefertigt, da die weitgehend normale Entwicklung keine schweren zytologischen Störungen vermuten liess.

Das Stadium II/4 dagegen ist viel empfindlicher. Die grosse Variabilität des Zellmusters der in diesem Stadium behandelten Keime ist der Ausdruck einer sehr mannigfaltigen Wirkung des Colchicins auf den Teilungsapparat. Es lassen sich aber gewisse Regelmässigkeiten erkennen, nach denen die verschiedenen Colchicin-Effekte auseinandergehalten werden können. Sie sind in Tabelle VI zusammengestellt, der die schon im vorhergehenden Kapitel ausgearbeiteten Stufen der fortschreitenden Auflösung der mitotischen Strukturen zugrunde gelegt sind. (Nähere Erörterungen der Tabelle siehe weiter unten.)

Die Keime, die im Stadium II/5 mit derselben Zeitstaffelung behandelt wurden, enthalten die gleichen zytologischen Störungen wie die von Stadium II/4; aber entsprechend ihrer etwas geringeren

Tabelle VI.

Zusammenstellung der Zytologie kurzbehandelter Keime, geordnet nach dem im Kapitel IV ausgearbeiteten System der colchicinbedingten Reaktionen des Teilungsapparates. (Konz. 1 : 500.)

In der Wagrechten sind alle Befunde einer Zeitstufe eingetragen, links beginnend mit den Normalen und den geringsten Störungen, fortschreitend zu den schwereren auf der rechten Seite. Die Keime wurden nach der Behandlung noch weitergezüchtet bis die Kontrollen das Stadium 4 *d* erreicht hatten.

Die ungefähren zahlenmässigen Verhältnisse sind in der Form von Kreuzen eingetragen. Technische Unzulänglichkeiten, wie abgeschwommene und schlecht gefärbte Schnitte, ferner Beschädigungen beim Fixieren, Einbetten und bei der Herstellung der Schnittpräparate, erlauben nicht, exakte Zahlen anzuführen. Aus diesem Grunde wurde die Häufigkeit der beschriebenen Erscheinungen nach summarischen Auszählungen und Schätzungen in vier Klassen eingeteilt. Es bedeuten:

+++ = sehr häufig, rund 66—99%, + = vereinzelt bis selten, rund 0—33%,
++ = häufig, rund 33—66%, 0 = fehlt.

Behandlungsdauer in Minuten	A. *Auflösung der Mitosestrukturen*											B. *Besondere Abnormitäten*		C. *Neubildungen*
	Reaktionen des Plasmas				Reaktionen des Kerns (Karyoklasie)									
	Aster			Vakuolen	Achromatischer Apparat			Chromatin				Zytaster	Uebernormale Chromosomenzahlen	Verdichtungen und Pseudokerne
	normal	reduziert	nicht ausgebildet		normal	deformiert	reduziert	normal	ungeordnet	leichte Pyknose	schwere Pyknose			
2	+++				+++			+++						
5	+++	+			+++	+		+++	+				+	
10	++	++		++	++	++	+	++	++	+			+	
15	+	+++	+	+++	+	+++	+	+	+	++	+	++	+	+
20	0	++	++	+++	+	+	++	0		+++	++			+
30		++	++	+++	0	+	+++			+	+++	++		++
40		+	+++	+++		0	+++				+++	+ [1]	+	+++
50		0	+++	+++			0				0	+ [1]		+++
60			+++	+++								0		+++
mehr als 60			+++	+++										+++

Colchicin-Empfindlichkeit beginnt die Auflösung der Mitosestrukturen erst nach 20′-Bd. Mit zunehmender Behandlungsdauer verschwindet auch hier das Kernmaterial. Gestoppte Dreizeller enthalten genau so wenig Chromatin und Faserstrukturen wie die blockierten Zweizeller. Aus diesem Grunde und weil mich vor allem das Verhalten der im Stadium II/4 behandelten Keime interessierte, habe ich darauf verzichtet, auch von diesen Keimen eine eingehende Zusammenstellung der einzelnen Störungsbilder zu geben.

Im Folgenden seien die zytologischen Störungen der im Stadium II/4 behandelten Keime etwas näher besprochen (Tabelle VI).

A. *Auflösung der Mitose-Strukturen.*

1. Reaktionen des Plasmas.

Nach 2′-Bd. (s. Fussnote S. 152) zeigte sich noch gar keine Störung. Die Teilungsfiguren sahen im allgemeinen normal aus. Nach 5′-Bd. war noch der grösste Teil der gebildeten Asteren normal, vereinzelte dagegen leicht reduziert. Diese waren auch meistens von verkleinerten Plasmahöfen umgeben. Nach 10′-Bd. fanden sich etwa gleichviele Asteren von normaler wie solche von reduzierter Grösse und nach 15′-Bd. wurden nur noch wenige voll ausgebildet. Die meisten waren jetzt mehr oder weniger stark verkleinert.

Nach 20′-Bd. kam es in keinem Fall mehr zur Ausbildung normaler Strahlungen. Nur noch ca. die Hälfte der Keime besass verkleinerte Asteren, während in der andern Hälfte diese gar nicht ausgebildet wurden. Oftmals war da, wo der Aster vermutet werden konnte, ein leerer Plasmahof zu sehen, d. h. ein Bereich ohne fibrilläre Struktur.

Mit zunehmender Behandlungsdauer verschwanden die Asteren immer mehr, und in einer wachsenden Zahl von Keimen wurden sie nicht mehr ausgebildet. Nach 40′-Bd. blieben alle Keime strahlungslos, hatten aber zuweilen noch „leere" Plasmahöfe. Ausser den Asteren wurde auch das Plasma in Mitleidenschaft gezogen. Es erschien schon nach 10′-Bd. vakuolisiert. Bei allen längerdauernden Behandlungsstufen zeigten die Keime diese Störung.

2. Reaktionen des Kerns (Karyoklasie).

a) Reduktion des achromatischen Apparates. — Bei der kürzesten Behandlungsdauer von 2 Minuten fanden sich noch durch-

wegs normale Spindeln. Bei zunehmender Behandlungszeit verminderte sich ihre Zahl sehr rasch. Nach 15′- und 20′-Bd. zeigten sich nur noch ganz vereinzelt normale Spindeln. Bei noch länger behandelten Stadien fand ich überhaupt keine mehr.

Im Verlauf der Auflösung des Spindelapparates zeigten sich zwei Formen der Störung, eine leichtere, zuerst einsetzende, durch die die Spindeln deformiert wurden und eine etwas später auftretende, schwerere, in der zunehmende Reduktion der Spindelstrukturen erfolgte (Tafel, Fig. *g—l*). Als deformiert sind meines Erachtens Spindeln zu betrachten, die unter dem Einfluss des Colchicins aufquollen und dadurch ein „tonnenartiges" Aussehen erhielten: „Tonnenspindeln" (Tafel, Fig. *h*). Eine etwas stärkere Störung bestand darin, dass die Spindeln auffaserten, ähnlich wie ich es schon für die Mitose der ersten Furchungsteilung bei Dauerbehandlung beschrieben habe. Die zur Äquatorialplatte angeordneten Chromosomen waren dabei oftmals stark zerstreut (Tafel, Fig. *i*). Deformierte Spindelapparate traten schon nach 5′-Bd. auf; nach 15′-Bd. erschienen sie sehr häufig, nach 20′-Bd. wieder seltener und verschwanden nach 30′-Bd. vollkommen.

Dagegen trat Reduktion als schwerere Form der Colchicin-Störung erst nach 10′-Bd. auf, wurde zunehmend häufiger, sodass nach 40′-Bd. nur noch mehr oder weniger verkleinerte Spindeln vorlagen (Tafel, Fig. *k*). Nach 50′-Bd. waren alle achromatischen Strukturen aufgelöst, wie nach dem äusseren Verhalten der Keime (Stop als Zweizeller) und den Erfahrungen der Dauerbehandlung zu erwarten war.

b) Reduktion des Chromatins (Tafel, Fig. *k*, *l*). — Bei der Auflösung des Chromatins lassen sich noch feinere Stufen der Colchicin-Wirksamkeit unterscheiden. Neben einer zunehmenden geringeren Zahl von normal ausgebildeten Äquatorialplatten fanden sich bei kurzen Behandlungszeiten (zwischen 5′- und 15′-Bd.) vereinzelt solche mit ungeordnet zerstreut liegenden Chromosomen. Die Störung ist noch nicht sehr stark, sodass die Chromosomen auseinanderweichen können. Als nächstschwerere Form und stärksten Grad der Störung finden wir die beiden von Bucher beschriebenen Stufen der Kernauflösung (s. Kapitel IV, S. 145 ff.; Tafel, Fig. *c*, *e* und *f*). Ich bezeichne sie als leichte und schwere Pyknose. Letztere führt bis zu vollständiger Rhexis, sowohl des chromatischen als auch des achromatischen Materials nach 50′-Bd. Bei den stärker

gestörten Mitosen habe ich niemals nachmetaphatische Strukturen beobachten können.

B. *Besondere Abnormitäten.*

Neben den bis dahin beschriebenen Erscheinungsformen des Colchicin-Einflusses, die grundsätzlich mit den nach Dauerbehandlung auftretenden Störungen übereinstimmen, zeigen sich nach Kurzbehandlung zwei Besonderheiten:

1. Die sog. „Zytasteren" (Tafel, Fig. *m*).

Nach 15′- und 30′-Bd.[1] erschienen in den Zellen oft zahlreiche kleinere und grössere Asteren ohne bestimmte Anordnung. Nach 40′- und 50′-Bd., d. h. nachdem offenbar die Fähigkeit der Keime zur Bildung fibrillärer Strukturen zerstört war, fanden sich an Stelle der erwähnten Zytasteren nur noch leere Asterhöfe, wie ich sie bei der Auflösung des Asterapparates beschrieben habe. Keppel und Dawson fanden bei Froschkeimen ebenfalls Zytasteren.

Die Ursache für das Auftreten dieser Gebilde ist noch unbekannt. Man könnte vermuten, dass sie dadurch entstehen, dass der Colchicin-Einfluss die Lokalisierung der fibrillenbildenden Vorgänge in der Zelle stört, sodass es zu dezentralisierter Gelierung von Asterplasma kommt.

Es wäre aber auch denkbar, dass es sich bei dieser Erscheinung gar nicht um eigentliche Zytasteren handelt, sondern um verhinderte Spindelanlagen, ausgelöst durch einzelne, versprengte Chromatinbröckel, die bei der Auflösung des Teilungsapparates in der Zelle verstreut wurden (s. S. 158). Tatsächlich habe ich in einem Fall in einem Zytaster typische chromatische Reste gefunden. Diese Chromatinbröckel haben einen veränderlichen Gehalt an Thymonukleinsäure, sodass sie durch die Feulgenfärbung nicht immer deutlich sichtbar gemacht werden. Infolgedessen sind sie oftmals kaum zu finden. Für diese Vermutung spricht ferner, dass auch nach Dauerbehandlung wohl Keime auftraten, die nur noch Chromatinreste und keine Fasersubstanz enthielten, dagegen niemals solche, in denen nur noch Fibrillen ohne Chromatin waren.

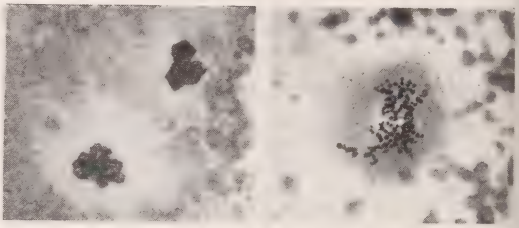
2. Übernormale Chromosomenzahlen (eventuell „Polyploidie").

Das Auftreten polyploider Formen nach Colchicin-Behandlung ist bekannt und wurde für botanische Objekte von zahlreichen

---

[1] Die wenigen Keime aus der Stufe mit 20′-Bd. enthielten, wohl zufälligerweise, keine Zytasteren.

Autoren nachgewiesen. KEPPEL und DAWSON, ferner BUCHER und auch NEBEL haben übernormale Chromosomenzahlen nach Colchicin-Einwirkung auch in tierischen Zellen gefunden; doch verhinderten technische Schwierigkeiten in allen Fällen ein genaues, zahlenmässiges Erfassen der Chromosomen. Bei *Tubifex* habe ich nach 5′-, 10′-, 15′- und 40′-Bd. (s. Anmerkung S. 152) sowohl mehrkernige Zellen als auch Mitosen mit offensichtlich vermehrter Chromosomenzahl gefunden (Fig. 26*a*, *b*). Die Unsicherheit über die genaue Zahl der Chromosomen verbietet es in diesem Falle von Polyploidie zu sprechen.



a *b*

FIG. 26 *a*—*b*.

Abnorme Kern- und Chromosomenzahlen. „Polyploidie". Kurzversuche. (Konz. 1 : 500.)

Fig. 26*a*: Versuchskeim mit zweikerniger Zelle. Jeder Kern in Plasmahof. Auf Stadium II 4 während 40 Minuten behandelt, 24 Stunden nach Versuchsbeginn. UW II/4 5*c*.

Fig. 26*b*: Versuchskeim mit übernormaler Chromosomenzahl in quer geschnittener Spindel. Auf Stadium II/4 während 10 Minuten behandelt, 24 Stunden nach Versuchsbeginn. UW II/4 1*b*.

Die Mehrkernigkeit ist kein sicherer Beweis für die Polyploidie auslösende Wirkung des Colchicins; denn sie ist vermutlich dadurch entstanden, dass unter dem Einfluss des Alkaloids einzelne Zellwände wieder aufgelöst wurden (s. Kapitel IV, S. 144). Dagegen ist die bei mehreren Mitosen gefundene übernormale Zahl von Chromosomen zweifellos als eine Art von Polyploidie anzusehen. Leider sind aber die Chromosomen von *Tubifex* derart klein, dass es bis dahin noch nicht gelungen ist, ihre Zahl genau zu ermitteln.

C. *Neubildungen* (vergl. Fig. 24 *a*—*e*).

Wie nach Dauerbehandlung, so treten auch nach zeitlich gestaffelter Wirkungsdauer die schon beschriebenen Verdichtungen und Pseudokerne auf. Sie erscheinen gleichzeitig mit dem Beginn schwerer Pyknosen und zunehmender Rhexis, nach 15′-Bd. und finden sich in steigender Zahl auf allen folgenden Behandlungsstufen.

4. Diskussion.

1. *Die colchicinempfindliche Vorbereitungsphase des zweiten Furchungszyklus.*

Die Experimente, die in diesem Kapitel dargestellt sind, haben eine relativ kurzdauernde Phase mit besonders hoher Colchicin-Empfindlichkeit auf dem Stadium II/4 aufgedeckt. Diese sensible Phase des zweiten Furchungszyklus liegt noch in der Interphase, also in der Periode vor dem Sichtbarwerden der ersten Mitose-Strukturen. Daraus ergibt sich, dass dem zweiten Zyklus eine vorbereitende Phase vorhergeht, deren Colchicin-Behandlung besonders tiefgreifende Störungen der später erscheinenden Mitose Strukturen herbeiführt. Ob auch die späteren Mitose-Zyklen durch analoge colchicinempfindliche Phasen vorbereitet werden, lässt sich nicht sagen, da darüber keine Versuche vorliegen.

Jedenfalls darf man für den zweiten Mitose-Zyklus feststellen, dass das Colchicin hier bestimmte Prozesse selektiv stört und dass es nicht als relativ unspezifisches Kern- und Zellgift wirkt. Die zytologischen Untersuchungen dieses Kapitels lassen einige Vermutungen über die Natur der besonders empfindlichen Vorgänge zu. Denn es hat sich gezeigt, dass hauptsächlich die Bildung strukturierter Gele, wie der Asteren, der Spindel und der Chromosomen betroffen ist. Nun liegt die Periode (II/4), die colchicinempfindlicher ist als diejenige, in der die eigentliche Bildung der Gelstrukturen (II/5) erfolgt, gerade in der sehr gelarmen Interphase vor dem zweiten Zyklus. Das legt die Vermutung nahe, dass ein sehr empfindlicher, die Gelbildung vorbereitender Prozess durch das Colchicin betroffen wird (Lehmann 1943).

Auch etwas andersartig angelegte Experimente mit Colchicin haben zu ähnlichen Annahmen geführt. So vermutet Wilbur (1940), dass bei *Arbacia*-Eiern ein den Gelierungsprozess vorbereitendes Fermentsystem betroffen wird, nachdem Beams und Evans schon früher gefunden hatten, dass das Colchicin die Gelierungsvorgänge im *Arbacia*-Ei hemmt. Bhaduri fand an *Vicia faba*, dass bestimmte Behandlungsminima (5—10 Minuten) genügen, um den Colchicin-Effekt auszulösen. Dies deckt sich mit meinen Befunden, nach denen relativ kurze Behandlungszeiten in der sensiblen Phase für eine starke Störung völlig ausreichen. Bhaduri schliesst aus der

Wirksamkeit der Kurzbehandlung, die zum Teil irreversible Wirkungen hervorruft, dass das Colchicin die Rolle eines „Katalysators", wohl besser eines Katalysatorgiftes spiele, welches in die „Veränderungen des kolloidalen Zustandes", d. h. in die Vorbereitung der Gelierungsprozesse eingreife. Nach diesen Annahmen, die allerdings noch wenig gesichert sind, wäre also zum Teil wenigstens das Colchicin als „Fermentgift" zu betrachten, das speziell die die Gelierung vorbereitenden Prozesse stört. Diese Annahme braucht nun allerdings in keiner Weise auszuschliessen, dass das Colchicin die folgenden Prozesse der eigentlichen Mitose nicht direkt schädigen könne; aber es scheint doch, als ob die vorbereitenden Prozesse der Mitose in selektiver Weise durch das Colchicin verändert werden.

Die Erscheinung, dass ein Entwicklungsvorgang in seiner Vorbereitungsperiode, während einer relativ kurzen „sensiblen Phase" gegenüber bestimmten Wirkungen besonders empfindlich ist, darf als ein generelles entwicklungsphysiologisches Prinzip bezeichnet werden. Seine Entdeckung geht auf Stockard zurück. Es ist seither von zahlreichen Autoren an sehr verschiedenartigen Vorgängen bestätigt worden (Beispiele s. Lehmann 1935). Aber nicht nur für Organanlagen, sondern auch für den ersten Mitose-Zyklus des Seeigeleies sind Phasen mit spezifischer Empfindlichkeit gefunden worden (Herlant). In meinen Versuchen am *Tubifex*-Ei zeigte sich nun, dass auch das Colchicin, was bisher nicht bekannt war, in eine bestimmte sensible Vorbereitungsphase der zweiten Mitose besonders stark eingreift. Daraus ergeben sich Anhaltspunkte für die zellphysiologische Wirkung des Colchicins und zugleich Hinweise auf die Entwicklungsphysiologie der Mitose.

2. *Die Frage der abgestuften Colchicin-Empfindlichkeit der Mitosestrukturen.*

War bisher nur von der phasenspezifischen Empfindlichkeit der Vorbereitungsprozesse für die Bildung des gesamten Mitoseapparates die Rede, so stellt sich nun die auch in der Literatur mehrfach aufgeworfene Frage, ob die einzelnen Mitosestrukturen gleich oder verschieden stark durch die Beeinflussung der Vorbereitungsphase betroffen werden können.

Dies lässt sich mit Hilfe der zeitlich dosierten Behandlung des Stadiums II/4 sehr gut untersuchen (Tabelle

VI). Danach ergibt sich, dass Aster- und Spindelapparat ungefähr gleich empfindlich sind und im ganzen etwas stärker auf den Colchicin-Einfluss reagieren als das Chromatin. Das lässt das Auftreten von Polyploidie und Mehrkernigkeit zu. Diese Erscheinungen sind nur möglich in dem Bereich, in dem zwar die fibrillären Strukturen geschädigt, das Chromatin aber noch verhältnismässig unberührt ist. Bei Pflanzen ist die verschiedene Empfindlichkeit von Chromosomen und achromatischem Apparat noch viel ausgeprägter. Das geht aus der Häufigkeit der colchicinbedingten Polyploidie, die nicht von Chromosomenschädigung begleitet ist, hervor.

Als weiteres Charakteristikum des Colchicin-Einflusses zeigt sich eine gewisse graduell abgestufte Reaktion der Gelstrukturen behandelter Keime. Sie beginnt mit Reduktion und endet mit eigentlicher Unterdrückung der betroffenen Strukturen. Die Wirkung des Alkaloids ist also nicht eine alternative, sondern führt allmählich vom Normalzustand zur vollständigen Unterdrückung des mitotischen Apparates. Reduktion als Vorstufe der Unterdrückung bedeutet leichtere Störung und schliesst damit die Möglichkeit der Erholung in sich. Nach meinen Befunden lässt sich allerdings nicht sagen, wie stark die durch das Colchicin verursachten Schädigungen sein müssen, um nachherige Erholung, „Regulation" nach v. Möllendorff, ganz auszuschliessen.

Endlich kommt es nach Colchicin-Behandlung neben Reduktion, bezw. Erholung und Unterdrückung auch zur Bildung neuer chromatischer Körper (Pseudokerne). Diese sind nicht als Erholungserscheinungen zu betrachten, da sie ja in den meisten Fällen erst nach erfolgtem, vollkommenem Ausfall der ursprünglichen Strukturen auftreten. Es handelt sich dabei offenbar um einen neuen, bisher noch nicht beschriebenen Colchicin-Effekt.

3. *Die Bedeutung von Konzentration und Behandlungsdauer in den Colchicin-Versuchen.*

Nach Mills' (1939) Versuchen an Amphibienlarven ist die Wirkung des Colchicins abhängig von der Konzentration und der Dauer der Behandlung. Ferner haben kurze Behandlungszeit mit starker Konzentration denselben Effekt wie langedauernder Einfluss von

stark verdünnten Colchicin-Lösungen. Ich habe zwar bei *Tubifex* gefunden, dass das Verhalten von Keimen nach zeitlich gestaffelter Behandlung und nach Dauerbehandlung mit abgestuften Konzentrationen in Übereinstimmung mit den Angaben von Mills relativ ähnlich ist, wenigstens was das äussere Bild anbelangt; doch müssen weiter unten auf Grund meiner Befunde an colchicinempfindlichen Phasen einige Vorbehalte gemacht werden. Die Keime, die der Dauerbehandlung mit schwachen Konzentrationen unterworfen worden waren, habe ich zytologisch nicht untersucht. Deshalb kann nicht gesagt werden, welche kurzdauernde Behandlung mit starker Konzentration der Dauerwirkung von bestimmten, schwachen Konzentrationen entspricht. Eine wesentliche Einschränkung muss zu der Annahme von Mills angebracht werden. Sie betrifft das Vorhandensein der oben erwähnten empfindlichen Phasen. Eine Kurz- oder Schockbehandlung erfolgt während einer bestimmten Periode, in der keine wesentlichen Empfindlichkeitsschwankungen stattfinden. Langbehandlung dagegen erstreckt sich über viele Stadien, deren Empfindlichkeit erheblich schwanken kann. Das Ergebnis der Dauerbehandlung, das also aus der Reaktion verschiedener Stadien resultiert, kann darum mit dem der Kurzbehandlung, die nur eine Phase betrifft, nicht ohne weiteres verglichen werden. Die Empfindlichkeit der verschiedenen Phasen lässt sich an Furchungsstadien aber nur durch Kurzversuche feststellen.

An der Haut der Amphibien, in der sich zu jedem Zeitpunkt zahlreiche, verschiedene Mitosephasen überschneiden, ist eine Feststellung kritischer Mitosephasen mit dem Verfahren der Kurzbehandlung nicht durchführbar. Deshalb ist eine Präzisierung der Annahme von Mills an diesem Objekt in unserem Sinne überhaupt nicht möglich. Vorderhand kann wohl eine weitere Nachprüfung der Annahme von Mills nur an jungen Furchungsstadien tierischer Eier, die sich noch synchron teilen, versucht werden.

4. *Zusammenfassende Kennzeichnung der Colchicin-Wirkung.*

Zum Schluss stellt sich die in der Einleitung aufgeworfene Frage nach den Besonderheiten der Colchicin-Wirkung. Diese lässt sich nun für den *Tubifex*-Keim folgendermassen umschreiben: die Colchicin-Wirkung auf Kern und Plasma äussert sich, wie ich im vorhergehenden Kapitel zeigte, in einer ganzen Reihe von charak-

teristischen Störungen (Reduktion bis völlige Unterdrückung) der Gel-Strukturen des Mitoseapparates. Zugleich ergab sich, dass gewisse Vorgänge, wie Oberflächenunruhe und Teilungsrhythmus, nur wenig betroffen sind und dass sogar chromatische Neubildungen (Pseudokerne) auch bei Dauerbehandlung mit Colchicin entwickelt werden. In diesem Kapitel sahen wir, dass sämtliche Erscheinungen, die für die Colchicin-Wirkung bezeichnend sind, in der empfindlichen Vorbereitungsphase des zweiten Mitosezyklus besonders leicht hervorgerufen werden können. So manifestiert sich die charakteristische Wirkung des Colchicins einerseits in der Art der beeinflussten Mitosestrukturen, andererseits in der Phase, in der es besonders wirksam ist.

VI. ZUSAMMENFASSUNG

1. In der vorliegenden Arbeit wurden die Reaktionen eines tierischen Eies *(Tubifex)* auf die Behandlung mit dem Mitosegift Colchicin genauer analysiert. Diese Eier eignen sich für Untersuchungen des Mitosezyklus ganz besonders, da, wie das Studium der Normalentwicklung (S. 113 ff.) zeigt, der Phasenwechsel des Mitoseapparates an Formveränderungen der Keime erkannt werden kann.

2. Mit Hilfe von Dauerversuchen stellte ich den Umfang der wirksamen Konzentrationen (Wirkungsbreite) fest (S. 120 ff.). Dies ermöglichte es, die Colchicin-Reaktion bei Behandlung mit abgestuften Konzentrationen in drei Bereiche mit verschiedener Entwicklungsleistung zu unterteilen (S. 121 ff.):

a) Die Furchung wird im zweiten Zyklus gestoppt, die Keime werden maximal vierzellig (1 : 500—1 : 30.000).

b) Die Furchung wird gestört, die Entwicklung der Keime geht aber abnorm weiter und steht schliesslich still oder führt vereinzelt zu Embryobildung (1 : 40.000—1 : 1.000.000).

c) Die Furchung wird nicht gestört und es erfolgt normale Entwicklung (über 1 : 1.000.000).

3. Die Furchung wird während des zweiten Mitosezyklus durch einen relativ breiten Bereich starker Colchicin-Konzentrationen blockiert, dagegen werden die Reifung und der erste Furchungs-

zyklus deutlich weniger betroffen. Bei der zytologischen Untersuchung dieser verschiedenen Perioden ergab sich: Die Stadien der Meiose sind ziemlich unempfindlich gegenüber der Colchicin-Wirkung (1 : 500) (S. 131 ff.); die erste Furchungsteilung wird in der Hälfte aller Fälle vom Colchicin nicht beeinflusst; in der andern Hälfte dagegen finden sich alle Grade der Colchicin-Störung bis zu starken Pyknosen (S. 135 ff.); die zweite Furchungsteilung wird in allen Fällen geschädigt (S. 137 ff.). Sie ist von den untersuchten Stadien das empfindlichste.

Das Verschwinden von Spindeln und Chromosomen beginnt in der Prophase und endet in der Metaphase meist mit dem völligen Unsichtbarwerden der Kernstrukturen (vollständige Rhexis, „leere" Keime, S. 137 ff.). Die in Dauerbehandlung befindlichen Keime blieben jedoch nur kürzere Zeit völlig „leer". Später traten in zunehmender Zahl chromatische Neubildungen (Pseudokerne) auf (S. 141, Tab. III und IV). Nicht gestört sind die rhythmischen Formveränderungen der blockierten Keime (Protuberanzenbildung oder „Oberflächenunruhe" nach v. Möllendorff), die parallel mit den mitotischen Zustandsänderungen der Kontrollen auftreten (S. 144 ff.).

4. Der besonders empfindliche zweite Furchungszyklus wurde genauer untersucht: einmal mit Hilfe von Dauerbehandlung (S. 149 ff.), die auf verschiedenen Phasen des ersten und zweiten Furchungszyklus einsetzte, und dann mit Hilfe von „Kurzbehandlung" mit der Konzentration 1 : 500 (S. 150 ff.), die sich vor allem auf zeitlich begrenzte Abschnitte des zweiten Furchungszyklus erstreckte. Dabei stellte sich heraus, dass die Vorbereitungsphase (frühe Interphase) der zweiten Furchungsteilung die eigentliche „kritische" oder „sensible" Periode des zweiten Zyklus ist (S. 161 ff.), während vorhergehende und spätere Stadien weniger empfindlich sind. In dieser Phase genügt schon eine Behandlungsdauer von 50 Minuten, um die Furchung der Keime während der zweiten Teilung zu blockieren (S. 153 ff.); eine solche von maximal 10 Minuten gestattet noch normale Entwicklung. Die zytologische Untersuchung der in der „kritischen" Phase blockierten Keime (S. 155 ff.) zeigte dieselben Formen der Colchicin-Wirkung wie nach Dauerbehandlung. Ein typisches Kennzeichen kurzbehandelter Keime sind ferner noch übernormale Chromosomenzahlen und Bildung von Zytasteren.

5. Die zytologische Auswertung der Kurzversuche und die Existenz verschieden empfindlicher Phasen legt die Vermutung nahe, dass ein sehr empfindlicher, die Gelbildung vorbereitender Prozess (WILBUR 1940) durch das Colchicin phasenspezifisch (LEHMANN 1943) betroffen wird.

6. Ferner wird die abgestufte Colchicin-Empfindlichkeit der Mitosestrukturen dargestellt und die Bedeutung von Konzentration und Behandlungsdauer bei Colchicin-Versuchen im Hinblick auf event. auftretende „kritische" Phasen erörtert. Daran schliesst sich eine zusammenfassende Kennzeichnung der Colchicin-Wirkung.

VII. LITERATURVERZEICHNIS

1940. ARVY, L. *Les effets biologiques de la Colchicine.* Rev. scient., *78.*

1939. BEAMS, H. W. and EVANS, T. C. *Some effects of colchicine upon the first division of the eggs of Arbacia punctulata.* Biol. Bull., *77.*

1939. BHADURI, P. N. *A study of the effects of different forms of colchicine on the roots of Vicia faba.* J. microsc. Soc., *3.*

1937. BLAKESLEE, A. E. and AVERY, A. G. *Methods of inducing doubling of chromosomes in plants by treatment with colchicine.* Jour. Hered., *28.*

1939. BROCK, N., DRUCKREY, H. und HERKEN, H. *Über Kerngifte und Cytoplasmagifte.* Arch. exper. Pathol. und Pharma., *193.*

1936. BRUES, A. M. and COHEN, A. *Effects of colchicine and related substances on cell division.* Biochem. Jour., *30.*

1937. BRUES, A. M. and JACKSON, E. *Nuclear abnormalities resulting from inhibition of mitoses by colchicine and other substances.* Amer. Jour. Cancer, *30.*

1939. BUCHER, O. *Zur Kenntnis der Mitose VI.* (v. MÖLLENDORFF.) Z. Zellforsch., *29.*

1939. BUREAU, U. et VILTER, V. *La colchicine, doit-elle être considérée comme un stimulant de la division cellulaire ?* C. r. Soc. Biol. Paris, *132.*

1939. —— *Action de la colchicine, étudiée sur les cellules épithéliales de l'Axolotl.* C. r. Soc. Biol. Paris, *132.*

1938. CHAMBERS, R. *Structural aspects of cell division.* Arch. exper. Zellforsch., *22.*

1937. Chodkowsky, C. *Die karyoklastischen Gifte.* Protoplasma, *28*

1939. Delcourt, R. *Recherches sur les réactions et lésions cellulaires provoquées par la colchicine.* Arch. internat. Méd. expér., *13*

1935. Dustin, A. P. *L'action de la colchicine sur les tumeurs malignes.* Leeuwenhoek Vereeniging, IVme Conférence, Amsterdam.

1938. —— *A propos des applications des poisons caryoclasiques à l'étude de problèmes de pathologie expérimentale, de cancérologie et d'endocrinologie.* Arch. exper. Zellforsch., *22.*

1939. —— *La cytotoxicologie et ses applications récentes.* Ann. Soc. Roy. Sci. méd. et natur. Bruxelles, *5/6.*

1934. Geitler, L. *Grundriss der Cytologie.* Gebr. Borntraeger, Berlin.

1931. Gray, J. *A text-book of experimental cytology.* Cambridge.

1935. Gross, F. *Die Reifungs- und Furchungsteilungen von Artemia salina im Zusammenhang mit dem Problem des Kernteilungsmechanismus.* Z. f. Zellforsch. u. mikr. Anat., *23.*

1939. Havas, L. *Colchicine and colchicine-effects.* Chem. Products, *5*

1920. Herlant, M. *Le cycle de la vie cellulaire chez l'œuf activé.* Arch. Biol., *30.*

1939. Keppel, D. M. and Dawson, A. B. *Effects of colchicine on the cleavage of the frogs egg.* Biol. Bull., *76.*

1940. King, H. and Beams, H. W. *A comparison of the effects of colchicine on division in Protozoa and certain other cells.* J. cellul. a. comp. physiol., *15.*

1936. Lehmann, F. E. *Selektive Beeinflussung frühembryonaler Entwicklungsvorgänge bei Wirbeltieren.* Naturwiss., *24.*

1938. —— *Zustandsänderungen im Ei von Tubifex während der Reifungsteilungen.* Arch. exper. Zellforsch., *22.*

1941. —— *Die Zucht von Tubifex für Laboratoriumszwecke.* Rev. Suisse Zool., *48.*

1942. —— *Prüfung zellteilungshemmender Stoffe an einem neuen Testobjekt.* Verh. Verein Schweiz. Physiol., Juni 1942.

1943. —— *Die Zustandsänderungen der Furchungsmitosen von Tubifex in ihrer Abhängigkeit von chemischen Einflüssen.* Rev. Suisse Zool., *50.*

1939. Lehmann, F. E. und Lotmar, W. *Volummessungen an Tubifex-Eiern.* Rev. Suisse Zool., *46.*

1940. Lehmann, F. E. und Woker, H. *Verschwinden embryonaler Zellkerne von Tubifex nach Colchicinbehandlung.* Verh. Schweiz. Naturf. Ges., S. 181.

1942. Lettré, H. *Mitosegifte und ihre Beziehung zu Naturstoffen.* Naturwiss., *30.*

1942. LETTRÉ, H. und FERNHOLZ, H. *Beitrag zur Beziehung zwischen Mitosegiftwirkung und der Konstitution von Colchicinderivaten.* Hoppe-Seylers Z., *278.*

1939. LEVAN, A. *Cytological phenomena connected with the root swelling caused by growth substances.* Hereditas, Lund, *25.*

1936. LITS, F. J. *Recherches sur les réactions et lésions cellulaires provoquées par la colchicine.* Arch. internat. méd. expér., *11.*

1936. LUDFORD, R. J. *The action of toxic substances upon the division of normal and malignant cells in vitro and in vivo.* Arch. exper. Zellforsch., *18.*

1942. MANGENOT, G. *Colchicine et phytohormones.* Sciences, Paris, *69.*

1939. MILLS, K. O. *Variations in the rate of mitoses in normal and colchicine-treated tadpoles of Rana pipiens and Amblystoma jeffersonianum* J. of Morph., *64.*

1937. MÖLLENDORFF, W. v. *Zur Kenntnis der Mitose I.* Arch. exper. Zellforsch., *21.*

1937. —— *Zur Kenntnis der Mitose II.* Z. Zellforsch., *27.*

1939. —— *Durch carcinogene Kohlenwasserstoffe und Geschlechtshormone in Gewebekulturen erzeugte Mitosestörungen.* Klin. Wschr., *18.*

1938. NEBEL, B. R. and RUTTLE, M. L. *The cytological and genetical significance of colchicine.* J. Hered., *29.*

1939. NEBEL, B. R. *Cytological observations on colchicine.* Biol. Bull., *73.*

1942. NICOD, J. L. et REGAMEY, J. *La colchicine dans le traitement du cancer de la Souris.* Schweiz. med. Wschr., *39.*

1922. PENNERS, A. *Die Furchung von Tubifex rivulorum*Zool. Jb., *43.*

1924. —— *Die Entwicklung des Keimstreifs und die Organbilduug bei Tubifex rivulorum.* Zool. Jb. *45.*

1931. —— *Vergleichende Entwicklungsmechanik.* Verh. Deutsch. Zool. Ges., 1931.

1934. POLLITZER, G. *Pathologie der Mitose.* Gebr. Borntraeger Berlin.

1942. POUSSEI, H. *Influence de la colchicine sur le développement de l'œuf d'oursin.* C. r. Soc. Biol. Paris, *136.*

1939. RIES, E. *Die Bedeutung spezifischer Mitosegifte für allgemein biologische Probleme.* Naturwiss., *27.*

1921. STOCKARD, E. R. *Developmental rate and structural expression: An experimental study of twins, «double monsters» and single deformities and their interaction and development.* Amer. J. anat., *28.*

1943. Töndury, G. *Über die Beeinflussung der Eientwicklung durch weibliche Sexualhormone.* Roux' Arch., *142.*

1940. Verne, J. et Vilter, V. *Mécanisme d'action de la colchicine employée aux concentrations faibles sur l'évolution de la mitose dans les cultures de fibroblastes in vitro.* C. r. Soc. Biol. Paris, *133.*

1940. —— *Etude de l'action de la colchicine sur les mitoses des fibroblastes cultivés in vitro.* C. r. Soc. Biol. Paris, *133.*

1940. Waterman, A. J. *Effect of colchicine on the development of the fish-embryo Oryzias latipes.* Biol. Bull., *78.*

1939. Wellensieck, S. J. *The newest fad, colchicine and its origin.* Chronika Bot., *5.*

1940. Wilbur, K. M. *Effects of colchicine upon viscosity of the Arbacia egg.* Proc. Soc. exper. Biol. a. Med., *45.*

1943. Woker, H. *Phasenspezifische Wirkung des Colchicins auf die ersten Furchungsteilungen von Tubifex.* Rev. Suisse Zool., *50.*

1940. Wolsky, A. *Untersuchungen über die Wirkung des Colchicins bei Amphibien.* Arch. Ung. Biol. Forsch. Inst., *12.*

1941. ---- *Untersuchungen über die Wirkung des Colchicins bei Amphibien.* Arch. Ung. Biol. Forsch. Inst., *13.*

TAFEL 1

FIG. *a—f*. — Verschiedene Grade colchicinbedingter Reduktion des Teilungsapparates während der zweiten Furchungsmitose. (Konz. 1 : 500.)

Fig. *a*: Entspricht Stadium I/6. Kontrollkeim. Metaphasenspindel aus einem Keim der sich äqual teilt. J2F I/3 Co_5 7.

Fig. *b*: Kontrollkeim. Telophase mit Karyomerenbildung. aus Stadium 2—3 *d*.

Fig. *c*: Stadium II/5. Versuchskeim mit aufgelöstem Interkinesekern und sehr wenig Fasern. Auf Stadium I/6 behandelt, 4 Stunden 40 Minuten nach Versuchsbeginn. J2F I/6 Co_5 3. Normalkeim vergl. Abb. 23 *a*.

Fig. *d*: Stadium II/5. Versuchskeim mit reduzierter Spindel und ungeordneten Chromosomen. Auf Stadium I/3 behandelt, 6 Stunden 40 Minuten nach Versuchsbeginn. J2F I/3 Co_5 10.

Fig. *e*: Stadium II/5. Versuchskeim mit starker Pyknose der Chromosomenreste und ungeordneten Fasern. Aus derselben Serie wie Fig. *c*.

Fig. *f*: Stadium II/6. Versuchskeim mit Resten von Chromosomen. Gar keine Fasern mehr. Auf Stadium II/4 während 10 Minuten behandelt, 13 Stunden 25 Minuten nach Versuchsbeginn. US I/4 8.

FIG. *g—m*. — Mitosestörungen nach kurz dauernder Colchicinbehandlung. (Konz. 1 : 500.)

Fig. *g*: Stadium 4 *d*. Kontrollkeim. Anaphase mit gleichmässig auseinanderweichenden Tochterplatten. US II/6 1.

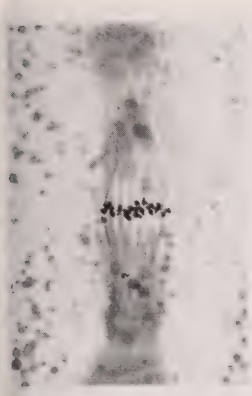
Fig. *h*: Versuchskeim mit „Tonnenspindel". Aster nicht sichtbar, vermutlich übernormale Chromosomenzahl. Auf Stadium II/4 während 15 Minuten behandelt, 23 Stunden 55 Minuten nach Versuchsbeginn. UW II/4 2.

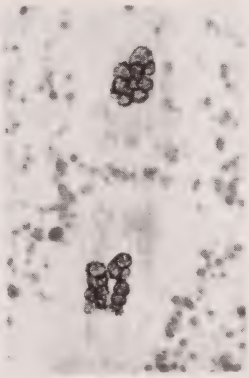
Fig. *i*: Versuchskeim mit aufgelockerter Spindel eines Triasters und sehr deutlichen Asteren. Die Chromosomen liegen in der Richtung eines weiteren Asters. Auf Stadium II/4 während 30 Minuten behandelt, 24 Stunden nach Versuchsbeginn. UW II/4 5 *b*.

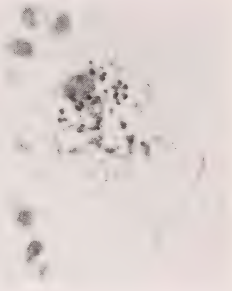
Fig. *k*: Versuchskeim. Anaphase mit unregelmässig auseinanderweichenden Tochterplatten. Auf Stadium II/5 während 15 Minuten behandelt, 23 Stunden 55 Minuten nach Versuchsbeginn. UW II/5 1.

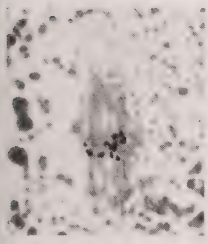
Fig. *l*: Versuchskeim mit offenbar verminderter Chromosomenzahl. Chromosomen zerstreut und Fasern ungeordnet. Auf Stadium II/4 während 10 Minuten behandelt, 42 Stunden nach Versuchsbeginn. UW II/4 1.

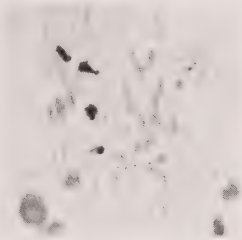
Fig. *m*: Versuchskeim mit „Zytasteren", deren Höfe scharf durch dotterhaltiges Plasma begrenzt sind. Auf Stadium I/6 während 5 Minuten behandelt, 24 Stunden nach Versuchsbeginn. UW I/6 1.

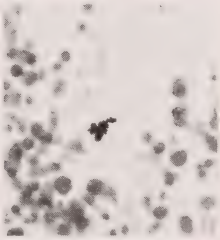

a

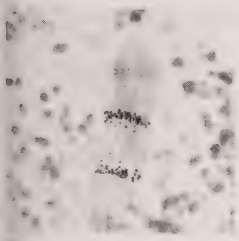

b


c

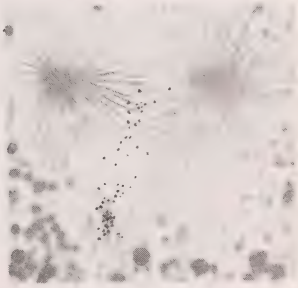

d

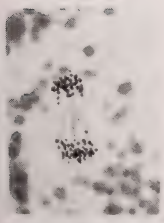

e

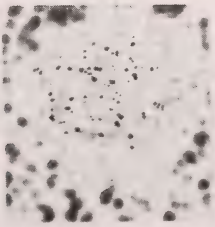

f

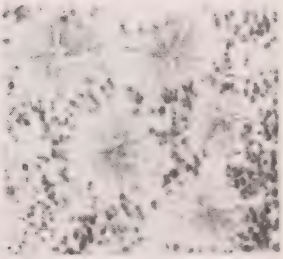

g

h


i


k


l


m

H. WOKER. — WIRKUNG DES COLCHICINS.

Arachnoidea aus Timor und China aus den Sammlungen des Basler Museums

von

E. SCHENKEL

Basel.

Mit 15 Textabbildungen.

A. MATERIAL AUS TIMOR, gesammelt von Dr. Alfred Bühler, Juni 1935.

Uloborus zosis Walck., var. *timorensis* n. var.

(Fig. 1.)

♀: Körper total 6,3 mm; Cephalothorax 2,2 mm lang, 1,8 mm breit; Abdomen 4,3 mm lang, 3 mm breit, 2,9 mm hoch; vordere Augenreihe 1,1 mm, hintere 1 mm. Viereck der Mittelaugen vorn 0,4, hinten 0,5 mm breit, in Oberansicht 0,56 mm lang, in Vorderansicht 0,37 mm; Mandibeln 0,8 mm lang, zusammen an der Basis eben so breit; Lippe 0,4 mm lang und breit; eine Maxille 0,6 mm lang, vorn 0,5 mm breit; Sternum 1,5 mm lang, 0,8 mm breit; Bein I 14,2 mm (4,2+1,1+3,5+4+1,4); II 8 mm (2,3+0,8+1,7+2,2+1); III 5,9 mm (1,8+0,7+1,2+1,4+0,8); IV 9,8 mm (3+0,8+2,6+2+1,4).

Der Cephalothorax ist $1^2/_9$ mal so lang als breit, in der Mitte am breitesten, nach vorn stark, nach hinten wenig verschmälert; die Stirne ist halb so breit als die Brust, die hintere Abstutzung $^2/_3$; die Mittelgrube liegt etwa auf zwei Drittel der Länge und ist ein rekurver Bogen; die Seitenbuchten liegen weit vorn unmittelbar hinter den vordern Seitenaugen. Beide Augenreihen sind fast gleich

breit, subparallel, relativ weit von einander getrennt, die vordern von den hintern Seitenaugen fast noch weiter als die Mittelaugen; in Oberansicht sind die Reihen recurv, in Vorderansicht prokurv; das Trapez der Mittelaugen ist in Oberansicht etwas länger, in Vorderansicht wesentlich kürzer als hinten breit; die Augen sind fast gleich gross, nur die hintern Mittelaugen vielleicht etwas grösser; das hintere mittlere Intervall ist doppelt so gross als ein seitliches und gleich 1⅓ Mittelaugendurchmesser; das vordere mittlere ist kaum halb so breit als ein seitliches und etwa gleich dem Augendurchmesser; der Clypeus ist 1½ mal so hoch. Die Mandibeln haben gewölbte Vorderfläche und fast gerade longitudinale Aussenseiten; sie sind in der Basalhälfte parallelseitig, in der apikalen allmählich auf den sehr schmalen Endrand hin verschmälert; die Klaue ist klein; am vorderen Furchenrand sind die Zähne, wenn überhaupt vorhanden, durch einen Saum grober, gekrümmter Borsten verdeckt; die drei Zähne des Unterrandes sind sehr klein. Die Lippe ist pentagonal, in der Basalhälfte fast parallelseitig, in der apikalen zugespitzt; die Maxillen sind 1½ mal so lang als die Lippe, am Grunde schmal, vorn nach innen erweitert; die geraden Aussenränder weichen nach vorn auseinander, die breiten Endränder stehen zu ihnen rechtwinklig. Das Sternum ist fast doppelt so lang als breit. Die Bestachelung der Beine ist teilweise abgerieben; an Femur I stehen mindestens oben 2 in der basalen, vorn 2 in der apikalen Hälfte; die Tibia trägt oben-vorn 3, oben-hinten 2 in der basalen Hälfte, 5 in der schwarzen, apikalen Hälfte; die Behaarung ist hier mässig lang und bildet keine Haarleisten; die Unterseite hat 1-1 Stachel; am Metatars stehen oben-vorn mindestens 5; das Calamistrum des Metatars IV beginnt nicht ganz am Grunde und überschreitet kaum die Mitte; es besteht aus etwa 50 Börstchen. Die breit nierenförmige Grube der Epigyne ist mehr von hinten als von unten sichtbar, in ersterer Ansicht

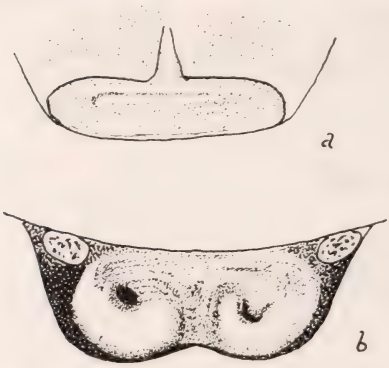


Fig. 1.
Uloborus zosis (Walck.) var. *timorensis* n. var. ♀. Epigyne, *a*: von unten, *b*: von hinten.

ist sie etwa doppelt, in letzterer dreimal so breit als lang; der Vorderrand ist in der Mitte spaltförmig eingeschnitten; der Grund der Grube ist weiss, mit einem Paar weit getrennter, schwarzer Flecken.

Das Augenfeld ist hellbraun; der gemeinsame Hof der vorderen Mittelaugen ist braungrau, ebenso zwei schiefe Halbmöndchen hinter den hintern Mittelaugen; ein weisser Mittelstrich erstreckt sich von den Augen bis nahe vor die Mittelgrube; diese stumpft die Spitze eines spitzwinkligen Dreiecks ab, dessen Basis auf dem Hinterrand des Cephalothorax liegt; die Seitenränder des letzteren sind in der hintern Hälfte hellbraun, besonders hinten rauchig verdunkelt. Die Mandibeln sind orangebraun; die Mundteile und das Sternum sind trübbraun; die Hüften sind heller als das Sternum. Die Enden des Femurs, der Tibia und des Tars des Palps, sowie dessen ganze Patella sind dunkel, die übrigen Partien sind weiss. An Femur I ist ein zackiger Basalring weiss, der folgende Ring reicht etwas über die Mitte und ist endwärts etwas aufgehellt, braun; auf diesen folgt ein enger weisser, dann der etwas breitere, schwarze Endring; die Patella ist dunkelbraun mit weissem Fleck oben vor dem Ende und schwarzem Endsaum; die ausgedehntere basale Partie der Tibia ist weiss, mit Rudiment eines dunkeln Ringes, die apikale ist schwarzbraun; der Metatars ist am Grunde schmal weiss, sonst rötlichbraun, endwärts etwas dunkler werdend; der Tars ist rötlichbraun; die hellbraune Farbe am Grunde des Femur IV wird bis über die Mitte des Gliedes allmählich geschwärzt; der folgende, weisse und der schwarze Endring sind fast gleich breit; die Patella ist dunkelbraun, seitlich schwarz; die ausgedehntere Basalpartie der Tibia ist weiss mit schwarzem Ring, der Endteil ist schwarz; der Metatars ist am Grunde weiss, dann hellbraun, von der Mitte an wieder weisslich und am Ende breit schwarz; der Tars ist rötlich mit heller Basis; die übrigen Beine sind ähnlich. Der Hinterleib ist oben vorn heller, nach hinten allmählich dunkler graubraun, vorn dicht, nach hinten immer spärlicher weisslich bespritzt; der Cardialstreif ist einfärbig grau; ein längliches Rechteck auf dem Bauche ist an den Seiten schmäler, hinten breiter weiss umrandet. Die untern Spinnwarzen sind rötlichbraun, am Ende dunkler; die obern sind schwärzlich.

Fundort: Soë, 6 ♀.

Smeringopus ? bühleri n. sp.

(Fig. 2.)

♀: Körper 7,6 mm lang; Cephalothorax 2,3 mm lang, 2 mm breit; Abdomen 5,5 mm lang, 2,8 mm breit; hintere Augenreihe 0,74 mm, vordere 0,7 mm breit; Sternum 1,4 mm breit, längs der Mitte 1,1 mm, daneben 1,3 mm lang. Bein I 50,5 mm (13,3+1+12,7+21+2,5); II 33,5 mm (9,3+1+8,4+13,3+1,5); III 25,3 mm (7,1+0,7+6,2+10+1,3); IV 35,5 mm (10+4+0,9+9+13,7+1,5).

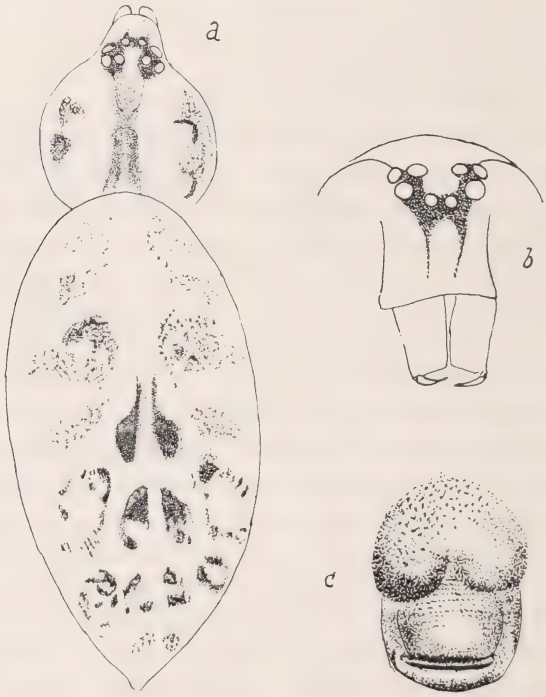


Fig. 2.
Smeringopus ? bühleri n. sp.
♀. *a*: Körper, *b*: Gesicht von vorn, *c*: Epigyne.

Beide Augenreihen sind fast gleich breit und beide mässig rekurv (die hintere in Ober-, die vordere in Vorderansicht); die Seitenaugen einer Seite berühren sich beinahe und bilden mit dem seh genäherten entsprechenden hintern Mittelauge eine Gruppe i

einem schwarzen Hof; die beidseitigen Höfe sind unten durch eine schwarze Querbinde verbunden, die die vordern Mittelaugen einschliesst und deren Unterrand zwei dünne, schwach konvergierende Linien über den hohen, prokliven Clypeus ausstrahlt; der Zwischenraum der hintern Mittelaugen ist etwas grösser als ihr Durchmesser; die vordern Seitenaugen sind etwas grösser, die vordern Mittelaugen kleiner als die hintern; der Zwischenraum der vordern Mittelaugen ist etwa gleich ihrem Radius, ihr Abstand von den vordern Seitenaugen fast doppelt so breit. Die Mandibeln sind fast parallelseitig, aber an der Basis etwas von einander getrennt, nach unten sich berührend. Die relativ grosse Lippe ist so lang als breit, in der basalen Hälfte parallelseitig, in der apikalen dreieckig mit leicht gerundeter Spitze; die relativ schmalen Maxillen umrahmen die Lippe, sind etwas hinter ihrer Mitte winklig einwärts gebogen und berühren sich am Ende. Das Sternum ist hinten in der Mitte eingebuchtet, dadurch kürzer als vorn breit. Die Epigynenplatte ist etwas breiter als lang, fast rechteckig, mit abgerundeten Hinterecken; ihr Hinterrand ist wulstig, glatt, leicht prokurv, von der Hauptplatte durch eine enge Querspalte getrennt; die Platte selbst ist etwas gewölbt und fein quer gerieft; vor derselben ist die Haut herzförmig aufgetrieben.

Der Cephalothorax ist graulichweiss, die dunkelbraune Mittelbinde ist vorn kurz gegabelt; die Aeste gehen in die schwarzen Höfe der Hauptaugen über; in der Mitte ist die Binde am schmälsten, nach hinten ist sie wieder erweitert; schmale Seitenränder sind hell, nach innen begrenzt von grössern, dunkelbraun marmorierten Flecken. Die Mandibeln sind orangebraun, ebenso die Maxillen; die Lippe ist dunkler braun; die Scheibe des Sternums ist schwarzbraun mit zackigen Umrissen und je zwei bis drei submarginalen hellen Pünktchen; der Rand ist weiss. Die Hüften sind weisslich, die Beine hellbraun; die Enden der Femora und der Tibien sind ziemlich ausgedehnt weiss, vorher dunkelbraun; dunkelbraun sind auch die Patellen und engen Basalringe der Tibien. Der Rücken des Abdomens ist hellgrau, mit aus Punkten oder kurzen Strichen aufgebauter, violettbrauner Fleckung; nahezu homogen sind zwei benachbarte, halbelliptische Flecken auf halber Länge, die nach vorn in kurze Striche ausgezogen sind; drei weitere, mediane Fleckenpaare dahinter nehmen nach hinten an Grösse und innerem Zusammenhang ab; zwei seitliche Fleckenreihen durch-

ziehen den ganzen Rücken; die Flecken, besonders die vordern, sind viel unscheinbarer, aufgelöster; nach innen sind der 1. und 2., der 3. und 4., der 5. und 6. durch schmale Längsstreifen miteinander verbunden. Der Bauch ist weisslich grau; auf das schwarze, länglich-fünfeckige Geschlechtsfeld folgt hinter der Falte eine etwas schmälere, dunkle Mittelbinde, die bis zum Hinterleibsende reicht; ihr hinteres Drittel schliesst einen schmalen, weissen Keil ein.

Fundort: Soë, 1 ♀.

Tetragnatha montana Simon, var. *timorensis* n. var.

(Fig. 3.)

♂: Cephalothorax 1,6 mm lang, 1,1 mm breit; Abdomen 2,6 mm lang; Mandibeln 1,3 mm lang; Palp 2,2 mm (0,9+0,2+0,4+0,7); Bein I 13,5 mm (3,6+0,7+4+4,2+1).

Die Mandibelbezahnung stimmt fast vollkommen mit der der

Fig. 3.
Tetragnatha montana Simon, var. *timorensis* n. var.
♀. Mandibel von oben.

typischen *T. montana* überein, nur ist der Zahn zwischen Spina dorsalis, Dens principalis und Gelenkrand der Klaue auffallend stark entwickelt.

Da nur ein Exemplar vorliegt, lässt sich nicht entscheiden, ob es sich um eine individuelle Variation oder um eine wirkliche Lokalform handelt.

Fundort: Soë, 1 ♂.

Leucauge decorata Blackwall, var. *nigricauda* n. var.

(Fig. 4.)

♀: Cephalothorax 2,3 mm lang, 2 mm breit; Abdomen 7,5 mm lang, 3 mm breit; Kopf 1,2 mm breit; hintere Augenreihe 0,9 mm, vordere 0,85 mm; Mittelaugenviereck 0,3 mm breit und in Oberansicht ebenso, in Vorderansicht 0,29 mm lang. Bein I 18,3 mm (5,3+1,2+4,7+5,5+1,6); II 13,5 mm (4,2+1+3,2+3,8+1,3); III 6,6 mm (2,2+0,6+1,3+1,6+0,9); IV 12,3 mm (4,1+0,8+2,7+3,6+1,1).

Die Mandibeln sind doppelt so lang, als das Gesicht hoch ist; jede einzelne ist schlank birnförmig; der vordere Furchenrand

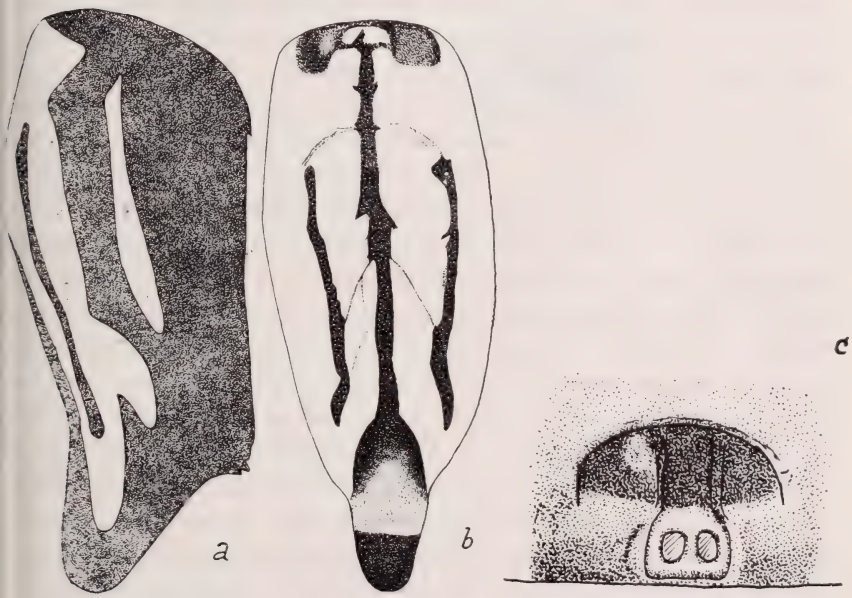


Fig. 4.

Leucauge decorata var. *nigricauda* n. var.

♀. *a*: Abdomen von der Seite, *b*: von oben, *c*: Epigyne.

trägt drei Zähne, deren mittlerer der grösste ist; die vier Zähne des Hinterrandes sind kleiner, namentlich die beiden mittleren. Epigyne mit breiter Grube, die hinten in ihrer ganzen Breite offen ist; vorn und seitlich ist sie von einem rekurven Bogen begrenzt;

die Breite ist mehr als doppelt so gross als die Länge; letztere ist etwa so gross wie der Abstand von der Bauchfalte; der Übergang des Grubenbodens in die Haut dahinter ist nicht merklich bestimmt; durch die Mitte der Grube erstreckt sich ein längliches Feldchen bis nahe zur Bauchfalte, hinten ist dasselbe etwas erweitert und mit zwei länglichrunden, benachbarten Grübchen versehen, in der Grube ist es etwas schmäler und parallelseitig; die Grenzen sind enge Ritzen.

Der Hinterleib ist dem von *L. decorata* (Blackwall) sehr ähnlich (vergl. W. Rae Sherriffs, *Hongkong Spiders*, III, p. 112, Fig. 1 D); wie bei dieser ist das Hinterleibsende nach hinten als leicht ansteigender, abgerundeter Kegel über die Spinnwarzen hinaus verlängert; doch ist der Rücken nach vorn nicht so stark erhöht; die grösste Höhe findet sich auf zwei Drittel der Länge, von hier nach vorn fällt die Profillinie schwach ab; der Vorderrand ist nicht eingebuchtet. Die drei schwarzen Längslinien der Oberseite sind plumper; der Querbarren durch die mittlere ist bis nahe an den Vorderrand verschoben; seine Seitenenden gehen in die grossen Vorderrandflecke über; die mittlere Längslinie ist hinten plötzlich erweitert zu einem langelliptischen Fleck, dessen hintere Hälfte den Schwanzanhang ganz bedeckt; das mittlere Drittel desselben ist bräunlich, vorn und hinten ist er schwarz; die äussern Längslinien des Rückens sind schmäler als die mittlere und erstrecken sich nur über seine beiden mittleren Viertel; ein feiner, rekurver Bogen verbindet ihre Vorderenden mit der Mittellinie; weitere, noch feinere Äste der letztern sind schief nach hinten-aussen gerichtet und stellen etwas vor der Rückenmitte die Verbindung her; die Zeichnung der Hinterleibsseiten ist der entsprechenden von *L. decorata* ähnlich.

Der Grubenboden der Epigyne ist bis zur Bauchfalte schwarz, ebenso ein kleines, abgerundetes Dreieck vor dem Grubenrand; eine rötlichbraune, sanduhrförmige mittlere Längsbinde davor ist etwa so breit wie die Epigyne; ausserhalb derselben ist das Epigastrium hell-, auf den Lungendeckeln dunkler braun. Das mässig breite Mittelfeld des Bauchs ist als Ganzes parallelseitig; es besteht aus zwei hellen Rand- und einer braunschwarzen Mittelbinde; diese ist vorn und hinten erweitert, sonst schmäler als die gestreckt spindelförmigen Randbinden, die nur an beiden Enden silberweiss, dazwischen durch braune Tönung verdüstert sind; die weissen Hinterenden stossen an die Vorderecken des schwarzen Spinn-

warzenhofs; zwei weitere weisse Punktpaare stehen vor der Mitte und an den Hinterecken desselben. Die Bauchseiten sind schwarz, die welligen Binden längs ihrer Mitte braun. Die Mundteile und das Sternum sind trübbraun; die Mandibeln, die Hüften und Beine sind hellbraun; die Enden der Mandibeln sind schwarz.

Fundort: Soë, 1 ♀.

Leucauge soëensis n. sp.

(Fig. 5.)

♀: Körper total 6 mm lang; Cephalothorax 2,4 mm lang, 1,5 mm breit; Abdomen 3,7 mm lang, 1,5 mm breit; Kopf 1 mm breit; beide Augenreihen je 0,7 mm; Mittelaugenviereck 0,25 mm lang und breit; Gesicht 0,6 mm hoch; Mandibeln 1 mm lang, zusammen 1,1 mm breit. Bein I 15,4 mm (4,2+1,1+3,9+4,8+1,4); II 11,5 mm (3,5+0,9+2,7+3,2+1,2); III 6 mm (2+0,6+1,1+1,5+0,8); IV 10,4 mm (3,4+0,8+2,3+3+0,9).

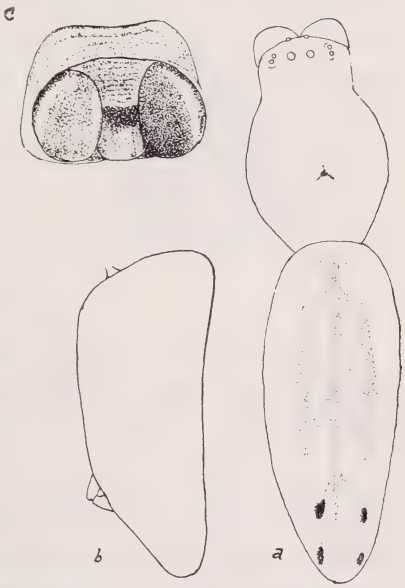


Fig. 5.
Leucauge soëensis n. sp.
♀. *a*: Körper, *b*: Abdomen im Profil, *c*: Epigyne.

Der Cephalothorax ist gestreckter, der Kopf relativ breiter als bei der vorigen Art; beide Ränder der Mandibelklauenfurche tragen je drei Zähne; die vordern sind etwas grösser als die hintern; alle Zähne, besonders der apikale vordere, sind endwärts gekrümmt; von den hintern ist der mittlere etwas kleiner. Femur I trägt vorn eine Reihe von 5 Stacheln, oben sind sie abgerieben; an der Patella steht oben am Ende 1 Stachel; Tibia oben mit 2, vorn und hinten mit je 3; Metatars oben und hinten mit 3, vorn und unten mit 2; an Femur IV stehen aussen in der Basalhälfte zwei Reihen von je 16—17 feinen Sinneshaaren. Die Epigyne ist halbkreisförmig umrandet; sie umschliesst zwei flache, mandelförmige Körper, da-

zwischen eine mittlere Längsgrube, deren Boden nach hinten ansteigt; in der Mitte ist sie etwas mehr als halb so breit als eine der anstossenden Erhabenheiten; nach vorn ist sie stark, nach hinten schwächer erweitert.

Der ganze Vorderkörper ist blass lehmfarben; der Hinterleib ist oben silberfarben mit blass graubraunen Streifen: aus einem durchgehenden, mittleren entspriessen fünf Paare von Seitenästen; die vordersten sind schwach nach vorn, die zweiten schwach, die folgenden stark nach hinten gerichtet; die Enden der zweiten bis vierten sind durch Längsstreifen verbunden, die der fünften biegen ebenfalls in die Längsrichtung um und schliessen hier je zwei längliche, schwarze Flecken ein. Die Hinterleibsseiten sind hell braungrau mit je einer fast horizontalen, nur wenig absteigenden Silberlinie. Der Bauch ist graubraun mit zwei parallelen Silberlinien, von denen hinten zwei ebensolche Punkte vor den Spinnwarzen abgetrennt sind; der Schwanz hinter den Spinnwarzen weist zwei Paare kleiner Silberpünktchen auf.

Fundort: Soë, 2 ♀.

Argiope modesta Thorell.

(Fig. 6.)

♀: Cephalothorax 6,2 mm lang, 6 mm breit; Abdomen 12 mm lang, 10,5 mm breit, 7,5 mm hoch; Kopf 2,9 mm breit; hintere Augenreihe 2,6 mm, vordere 2,1 mm; Mittelaugentrapez hinten 0,95 mm, vorn 0,73 mm breit, von oben betrachtet 0,9 mm, von vorn 0,86 mm lang. Mandibeln 2,2 mm lang, zusammen an der Basis 2,5 mm breit. Bein I 33,1 mm (10+3+7,6+10+2,5); II 31,8 mm (10+3+7+9,5+2,3); III 19,6 mm (7+2,1+4+5+1,5); IV 31 mm (10,5+3+6,5+9+2). Zwischenraum der Humeralhöcker 7 mm.

Der Cephalothorax ist flach, niedrig; die Seitenbuchten sind tief, winklig; die Kopffurchen sind tief und relativ schmal. Die hintere Augenreihe ist stark procurv; die Seitenaugen stehen fast um die Länge eines Augendurchmessers vor dem Vorderrand der Mittelaugen; der Zwischenraum der Mittelaugen ist gleich $1^2/_3$ Augendurchmesser; ein seitliches Intervall ist grösser als drei Durchmesser; die Höcker der Seitenaugen ragen beträchtlich nach vorn vor, und die hintern Seitenaugen sind aussen an der vordern äussern Ecke der Höcker eingepflanzt; die vordern Seitenaugen

sind von oben nicht sichtbar; sie stehen tiefer und innerhalb der hintern, sind kleiner als diese und berühren sie beinahe. Die vordere Augenreihe ist procurv; die untere Tangente der Mittelaugen berührt den Oberrand der seitlichen; das mittlere Intervall ist etwas grösser als der Radius der Mittelaugen; ein seitliches entspricht dem doppelten Durchmesser. Der Clypeus ist so hoch wie die vordern Mittelaugen. Die Klauenfurche der Mandibeln trägt vorn vier Zähne; der basale ist viel kleiner, der nächste der grösste,

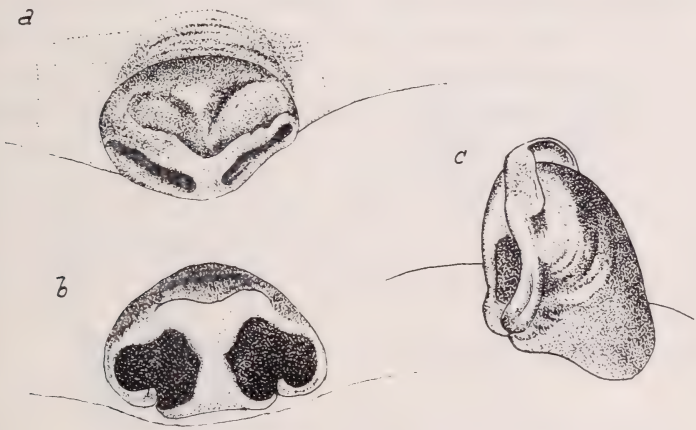


Fig. 6.
Argiope modesta Thorell. ♀.
Epigyne, *a*: von unten, *b*: von hinten, *c*: von der Seite.

die folgenden nehmen etwas an Länge ab; der Hinterrand trägt drei grosse Zähne, die vom basalen zum apikalen etwas an Grösse abnehmen. Am Sternum finden sich jederseits drei Höcker aussen und ein grösserer, flacherer hinten. Der Hinterleib ist länglich fünfeckig; die Vorderecken sind als unbedeutende Humeralhöcker entwickelt; der Vorderrand ist halb so breit als das Abdomen lang; die grösste Querausdehnung findet sich auf zwei Drittel der Hinterleibslänge; bei mageren Exemplaren ragen die entsprechenden Ecken als stumpfe Tuberkel nach aussen; hinter diesen weisen die Seitenränder noch je drei weitere Höcker auf (wie bei *A. lobata* Pallas)). Die Epigyne ist ein stark nach unten vorragender und etwas nach hinten überhängender, schwarzer Höcker; auf dessen Vorderwand ist unmittelbar unter dem Apikalrand eine stumpf-

winklig gebogene Grube ziemlich tief eingesenkt; in die Hinterwand dringen zwei tiefe, subreniforme, grosse Gruben ein, die durch ein mässig breites, flaches Septum getrennt sind.

Der Kopfteil des Cephalothorax ist hellbraun, der Rest dunkel pechbraun mit helleren Seltenrändern; er ist dicht und fein anliegend weiss behaart. Die Mandibeln sind schwärzlich. An den Mundteilen sind die hellen Ränder eher ausgedehnter als die schwarzen Partien. Das ganze Sternum ist hell schwefelgelb; ebenso gefärbt sind die Palpen. Die Beine sind hellbraun, bei vier Exemplaren obsolet, bei zweien deutlich schwarz geringelt; die Ringe sind an beiden Enden der Femora schmäler, in der Mitte breiter; Patella und Tars sind ganz schwarz, bei der Tibia und dem Metatars die Endhälfte. Der Hinterleibsrücken ist bis zur breitesten Stelle hell, weiss, hellgrau retikuliert, bezw. hellgrau, weiss getüpfelt; auf dem hintern Drittel ist er dunkler, braun und grau marmoriert. Das ziemlich schmale, subparallele, schwarze Mittelfeld des Bauches ist von eher plumpen, weissen Randlinien begrenzt; jede derselben ist in der Mitte ihrer Länge von einem kurzen Querbalken durchsetzt.

Fundorte: Soë, 5 ♀ ad., 1 ♀ juv.; Niki-Niki, 1 ♀.

Argiope bühleri n. sp., aff. *A. aetherea* (Walck.).

(Fig. 7.)

♂: Cephalothorax 4,5 mm lang, 4 mm breit; Abdomen 6 mm lang, vorn 4 mm, an der breitesten Stelle 5,5 mm breit; Kopf 1,8 mm breit; hintere Augenreihe 1,8 mm, vordere 1,5 mm; Mittelaugenviereck vorn 0,6 mm, hinten 0,75 mm breit, 0,7 mm lang; Mandibeln 1,4 mm lang, zusammen ebenso breit. Bein I 23,2 mm (7+2+5,5+6,7+2); II 23,1 mm (7+2,1+5,5+6,5+2); III 13,5 mm (4,5+1,5+2,5+3,5+1,5); IV 21,8 mm (7,5+2+4,5+6,3+1,5).

Bestachelung von Bein I: Femur oben und hinten je 5, vorn 6; Patella oben (1)-1; Tibia unten mit 5 Paaren, vorn, hinten und oben mit je 3 Stacheln; Metatars ähnlich wie Tibia; auch die übrigen Beine sind reichlich bestachelt; an Bein IV fallen die dicht stehenden, feinen, ziemlich langen Haare auf, besonders am Enddrittel der Tibia; an der basalen Oberseite dieses Gliedes und an der Unterseite des Femurs sind sie kürzer.

Die Augenreihen sind etwas schwächer gebogen als bei der vorigen Spezies; der Vorderrand der Mittel- und der Hinterrand der Seitenaugen der Hinterreihe liegen auf einer geraden Tangente; die vorderen Seitenaugen sind beträchtlich kleiner als die übrigen; der hintere mittlere Augenzwischenraum ist gleich 2, ein seitlicher mindestens gleich 2½ Mittelaugendurchmesser, der vordere mittlere gleich 1½, ein seitlicher gleich 2 Durchmesser der vordern Mittelaugen; der Clypeus ist niedriger als letztere breit sind. Von den vier Zähnen des Vorderrandes der Mandibelklauenfurche ist der basale der kleinste, der nächstfolgende der längste; von den drei

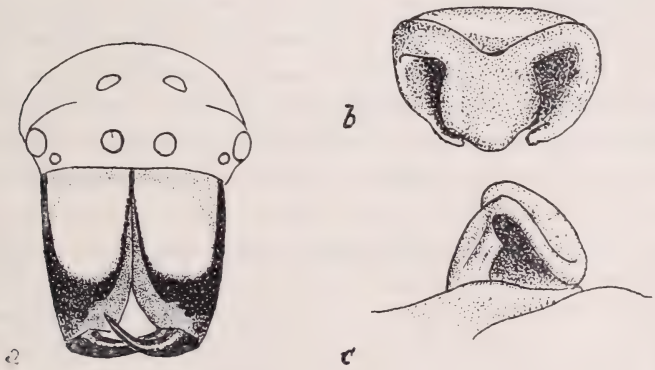


Fig. 7.
Argiope bühleri n. sp. ♀.
a: Gesicht, *b*: Epigyne von unten, *c*: von der Seite.

Zähnen des Hinterrandes ist der basale beträchtlich grösser; die beiden andern sind subegal.

Der Kopfteil des Cephalothorax ist hellbraun; in seinem mittleren Drittel grenzen zwei abgekürzte, dunkler braune Randstreifen an die Kopffurchen; ebenso weit nach hinten reichen zwei feine Linien, die zwischen den hintern Mittelaugen beginnen und sich hinten vereinigen; zwischen diesen und den Randstreifen finden sich noch zwei verschwommene braune Flecken; die Hügel der Seitenaugen und der mittlere Vorsprung des Stirnrandes sind fast weiss. Die Brust ist weiss. Die Vorderfläche der Mandibeln ist oben graulichweiss, unten braunschwarz; die Innen- und Endränder sind orangebraun; die Klauen sind dunkel rotbraun. Die Mundteile sind

schwarz, mit breiten, weissen Rändern. Das Sternum ist hellgelb; die Höcker sind besonders hell. Die Taster sind gelblichweiss, die Beine braun. Der Vorderrand des Hinterleibs ist schmal weiss; der Rücken ist von drei kreideweissen, fein hellgrau retikulierten Querbinden durchzogen, deren Ränder durch schwarze oder braune Linien oder Punktreihen begrenzt sind; der Hinterrand der vordersten Querbinde ist gerade, der vordere ein einspringender flacher Winkel; die mittlere Binde ist gerade, parallelseitig; die hintere ist ähnlich, aber die abgerundeten Aussenenden sind etwas nach hinten gebogen gegen die Enden der sehr ausgeprägten, wenn auch abgerundeten hintern Ecken des pentagonalen Abdomens; der Raum zwischen Vorderrand und erster Querbinde ist braunschwarz, fahl punktiert; der nächste Bindenzwischenraum ist viel kürzer, hellbraun, fein weiss gesprenkelt, nach aussen begrenzt von zwei weissen, unregelmässigen Flecken; das folgende Intervall ist etwa dreimal so lang, schwarzbraun, aussen verbreitert und rötlichbraun werdend, von zwei Querreihen weisslicher, braun gesäumter Punkte durchzogen, die teilweise durch Haare verdeckt sind; das kegelförmige Hinterleibsende ist braunschwarz, von meist undeutlichen Punktreihen durchquert; nur eine aus drei weissen Punkten bestehende ist deutlicher. Die Seiten des Abdomens sind hellgrau, mit je zwei nach unten verbreiterten, schwarz retikulierten Schrägbinden. Das Epigastrium ist aussen dunkel graubraun, in der Mitte mit quadratischem, weiss gesäumtem, schwarzem Fleck; Bauch schwarz; die zwei parallelen hellen Längsstreifen sind auf halber Länge von Querbarren durchsetzt, die sich nach aussen zuspitzen; vor diesen sind die Streifen breiter und senden nach innen je drei schmale Läppchen aus; hinter den Querbarren sind die Längsstreifen schmäler und spindelförmig. Diese hellen Zeichnungen sind weiss, grau retikuliert, vorn an den Rändern braun getönt; das schmale Mittelfeld des Bauches und die von ihm eingeschlossenen Spinnwarzen sind schwarz; die Aussenfelder sind innen schwarz, nach aussen ins Orangebraune übergehend und spärlich weisslich punktiert.

Fundorte: Soë, 1 ♀; Niki-Niki, 4 ♀, 1 Juv.

Cyrtophora moluccensis Doleschall.

Fundort: Soë, 1 ♀, 1 Juv.

Araneus trianguliferus (Thorell).

Fundort: Soë, 3 ♂, 2 ♀.

Cyclosa insulana (Costa).

Fundort: Soë, 1 ♂, 1 ♀.

Cyclosa sp.

Der Hinterleib ist gestreckt eiförmig, 2,8 mm lang, 1,2 mm breit; auf $^4/_5$ seiner Länge trägt der Aussenrand ein Paar kleinerer, stumpf kegelförmiger Höcker. Der Cephalothorax ist braunschwarz. An den Femora I und II findet sich ein ziemlich ausgedehnter schwarzer Endring. Der Hinterleib ist oben silberig; nur hinten an den Seitenhöckern stehen kleine schwarze Flecken; das Sternum ist schwarz.

Gasteracantha frontata (Blackwall).

Fundort: Soë, 3 ♀.

Runcinia soëensis n. sp.

(Fig. 8.)

♀: Körper total 9 mm lang; Cephalothorax 2,4 mm lang, 2,1 mm breit; Abdomen 6,5 mm lang, 2,9 mm breit; Stirnrand 1,3 mm breit, hintere Augenreihe 1,23 mm, vordere 1,1 mm; Mittelaugenviereck hinten 0,56 mm, vorn 0,3 mm breit, in Oberansicht 0,2 mm lang; Mandibeln 0,7 mm lang, zusammen an der Basis 0,88 mm, am Ende 0,5 mm breit. Bein I 11,2 mm (3,8+1,38+2,5+2,42+1,1); II 9 mm (3,1+1,2+2,1+1,6+1); III 3,9 mm (1,4+0,7+0,8+0,4+0,6); IV 4,7 mm (1,6+0,7+1,2+0,7+0,5).

Der Umriss des Cephalothorax mit Einschluss des vorragenden Clypeus ist verkehrt eiförmig, hinten abgestutzt; die Aussenecken der schwach recurven scharfen Stirnkante treten vorn als rechtwinklige Ecken über die Umrisslinie hinaus, wodurch kleine Seitenbuchten neben den hintern Seitenaugen entstehen. Die hintere Augenreihe ist rekurv; die Seitenaugen stehen um etwas

mehr als ihren Durchmesser hinter den Mittelaugen; diese sind sehr klein, fast punktförmig und weit voneinander getrennt; das mittlere

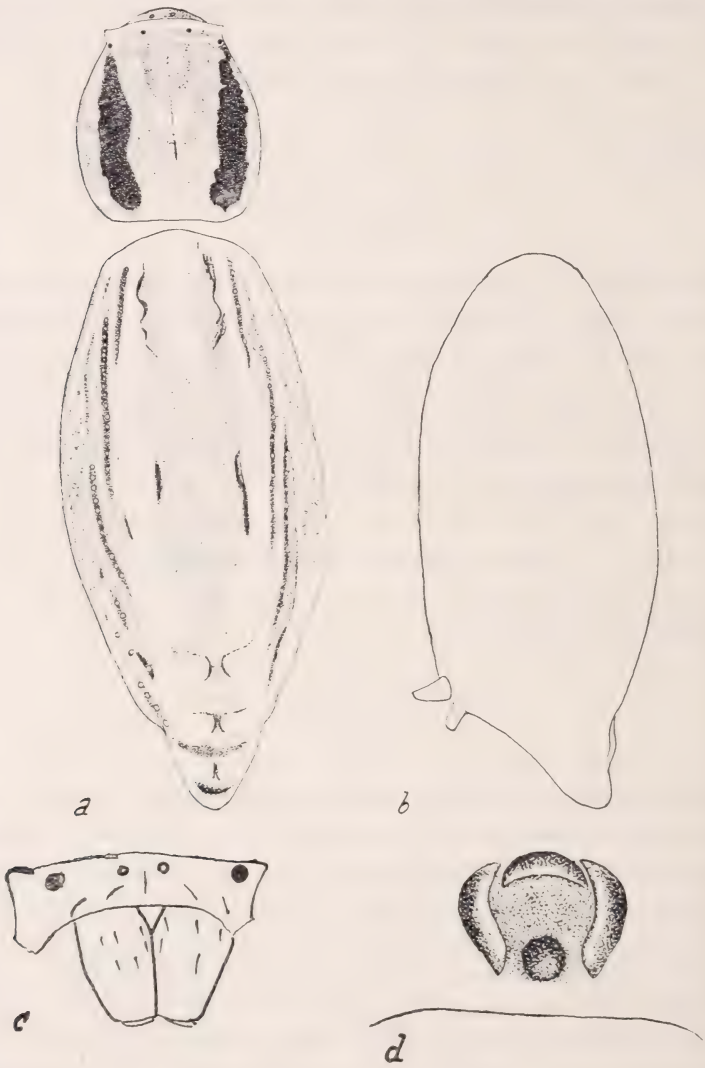


Fig. 8.
Runcinia soëensis n. sp. ♀.
a: Körper, *b*: Abdomen im Profil, *c*: Epigyne.

Intervall ist etwa $1^2/_7$ mal so breit als ein seitliches; die vordere Reihe ist schwach prokurv; ihre Mittelaugen sind wenig grösser als

die hintern; das mittlere Intervall ist gleich 3½ Mittelaugendurchmesser, ein seitliches mindestens doppelt so gross als das mittlere; die vordern Seitenaugen sind die grössten von allen, doppelt so breit als die Mittelaugen; in Vorderansicht sind die Hinteraugen nicht sichtbar; in Oberansicht ist das Mittelaugentrapez sehr kurz, kürzer als vorn und nicht halb so lang als hinten breit. Der proklive Clypeus überragt vorn die Stirnkante; seine Höhe kommt etwa dem doppelten Durchmesser der Seitenaugen gleich; die Mandibeln sind etwa viermal so lang als der Abstand des Clypeusrandes von der Stirnkante.

Bestachelung der Vorderbeine: Femur I mit 3, II mit 2 Stacheln oben-vorn auf dem basalen Drittel, Tibien I und II unten mit 4 Paaren; an Tibia I ist das basale Drittel, an Tibia II das basale Viertel wehrlos; Metatars I unten mit 10, II mit 9 Paaren.

Das hintere Fünftel des Abdomens überragt als abgerundeter, leicht aufwärts gerichteter Kegel die Spinnwarzen. Die sehr kleine, vielleicht nicht völlig entwickelte Epigyne weist eine seichte, hinten offene Grube auf, in deren Boden hinten ein kleines, rundes Grübchen eingesenkt ist; die Grube ist so lang als breit, nach hinten etwas verschmälert; sie ist vorn und seitlich von erhabenen, breiten, gebogenen Rändern umgeben; der einer Mondsichel gleichende Vorderrand ist von den zugespitzten Vorderenden der Seitenränder durch enge Ritzen getrennt.

Der Clypeus ist rötlichbraun; die Stirnkante ist weiss; sie wird durch einen schmalen, hellbraunen, die hintern Mittelaugen einschliessenden Strich von einer weitern weissen Querlinie getrennt; ein hellbrauner, kleiner Wappenfleck auf dem Kopf ist vorn kaum breiter als die Gruppe der hintern Mittelaugen; er breitet sich etwas mehr als über die vordere Hälfte des Kopfes aus; er wird begrenzt durch dünne, weisse Linien, die sich hinten erweitern und zu einem V-Fleck verbinden, der bis zur Mittelritze reicht; eine mittlere Reihe feiner Strichlein erstreckt sich von der Ritze bis zur Stirnkante; die restlichen Kopfseiten sind hellbraune, nach hinten verschmälerte, leicht bogenförmig zusammenlaufende Binden. Die Brust ist weisslich, schmal braun gerandet; zwei dunkelbraune intermediäre Längsbinden sind kaum halb so breit als das helle Mittelfeld und etwa um ihre halbe Breite vom Seitenrand getrennt; ihre Ränder sind etwas uneben; nach vorn werden diese Binden schmäler und blasser und gehen unter den Stirnecken in den Clypeus über; die

abgerundeten Hinterenden bleiben vom Hinterrand des Cephalothorax getrennt.

Die Mandibeln sind rötlichbraun. Die Unterseite ist sehr hell braun; das Sternum, sowie die Beine unten und an den Seiten sind dicht und fein braun punktiert; gegen die Oberseite der Beine verschwinden die Punkte. Eine hellgraue, nach hinten bräunlich werdende Mittelbinde des Hinterleibs erstreckt sich über die vordern zwei Drittel desselben und hat etwa ein Drittel von seiner grössten Breite; sie umschliesst vorn einen schmalen, keilförmigen, weissen Cardialstreifen, dessen Spitze die Hinterleibsmitte erreicht; vor und hinter einer schwachen, mittleren Erweiterung ist die graue Binde teilweise durch dünne, wellige schwarze Linien begrenzt; auf die Binde folgen im hintern Drittel des Abdomens fünf ähnlich gefärbte Bogendreiecke; das erste, der Binde anhängende, ist das schmälste; die folgenden sind viel breiter, hinten schwarz gerandet, durch schwarzgerandete, stielartige Verlängerungen ihrer Spitzen mit einander verbunden; die dunkeln Hinterränder tragen Querreihen dunkler Börstchen; die grauen mittleren Zeichnungen stehen in einem lanzettlichen weissen Feld, das den ganzen Hinterleib der Länge nach durchsetzt; seine Grenzen werden von zwei schmalen, braunen Längsbinden eingefasst, die sich nicht mehr auf die kegelförmige Verlängerung ausdehnen; jede derselben umschliesst etwa sechs mehr oder weniger lange, schwärzliche Linien, die nach hinten leicht einwärts gerichtet sind und Reihen gehöfter heller Punkte enthalten; der Rest der Seiten ist weisslich, hell graubraun retikuliert; das Epigastrium ist hell orange; der Bauch ist an den Seiten braun, mit Schrägreihen heller Hofpünktchen; die Mitte ist weisslich, ebenso der kegelförmige Anhang hinter den Spinnwarzen; letztere sind braun.

Fundort: Soë, 1 ♀.

Misumenops (?) *bühleri* n. sp.

(Fig. 9.)

♂: Körper total 2 mm; Cephalothorax 0,85 mm lang, 0,84 mm breit; Abdomen 1,2 mm lang, 0,93 mm breit; hintere Augenreihe 0,57 mm, vordere 0,43 mm; Trapez der Mittelaugen hinten 0,2 mm, vorn 0,18 mm breit, von oben betrachtet 0,12 mm, von vorn 0,15 mm lang; Clypeus 0,09 mm hoch; Mandibeln 0,27 mm lang.

an der Basis 0,35 mm breit. Bein I 3,81 mm (1,5+0,4+1,25+1,06+0,6). Die übrigen Beine fehlen. Die Stacheln sind meist abgerieben; an Femur I stehen noch nahe der Basis vorn 1-1, oben 1, an Femur II oben 4 in der basalen Hälfte.

Der Cephalothorax ist so lang als breit, vorn (vordere Augenreihe) halb so breit als in der Mitte. Alle Augen stehen auf Hügeln,

Fig. 9.
Misumenops (?) bühleri n. sp.
Augenfeld des ♂, *a*: von oben, *b*: von vorn.
Augenfeld des ♀, *c*: von vorn, *d*: von oben.
e: Palp des ♂ von unten.

die mittleren auf kleinen, die seitlichen auf grossen; die Hügel einer Seite stossen zusammen, doch ist die Grenzfurche deutlich; die schwarzen hintern Mittelaugen sind kaum halb so breit als die vordern Seitenaugen; diese sind wenig grösser als die vordern mittleren; die hintern Seitenaugen sind etwas kleiner als letztere; die hintere Augenreihe ist rekurv; ihre Mittelaugen stehen etwa um

die Länge ihres Durchmessers vor dem Vorderrand der seitlichen; das mittlere Intervall ist fünfmal, ein seitliches sechsmal so breit als der Mittelaugendurchmesser; die vordere Reihe ist schwächer rekurv; die untere Tangente der Seitenaugen geht durch die Mittelpunkte der Mittelaugen; der mittlere Zwischenraum ist gleich 2, ein seitlicher gleich 1½ Mittelaugendurchmesser; das Mittelaugenviereck ist vorn schmäler als hinten und kürzer als breit. Der Clypeus ist fast doppelt so hoch als die vordern Mittelaugen. Die Mandibeln sind etwas länger, als das Gesicht hoch ist, an der Basis zusammen breiter als lang, endwärts stark verschmälert. Die Glieder des Palps sind kurz; Patella und Tibia sind so lang als breit; die Tibialapophyse ist kürzer als das Glied, abstehend, am Ende leicht vorwärts gekrümmt, zugespitzt. Der Bulb ist scheibenförmig; das fein zugespitzte Stylum entspringt zwischen Mitte und Innenecke seines Vorderrandes und ist, diesem parallel, nach aussen gerichtet. Der Körper ist wenig dicht mit kleinen, fast stachelartigen Börstchen bekleidet, die auf dem Abdomen in rekurven Querreihen stehen.

Der Cephalothorax ist orangegelb; die Augenhügel sind weiss; der Hinterleib und noch mehr die Beine sind blasser als der Cephalothorax; die Endhälfte der Tibia und die distalen zwei Drittel des Metatars von Bein I sind dunkelbraun.

♀: Körper total 3,2 mm lang; Cephalothorax 1,45 mm lang, 1,4 mm breit; Abdomen 1,85 mm lang, 1,6 mm breit; Clypeusrand 0,5 mm, vordere Augenreihe 0,69 mm breit, hintere Reihe 0,8 mm; Mittelaugenviereck vorn 0,26 mm, hinten 0,3 mm breit, von oben gesehen 0,18 mm, von vorn 0,2 mm lang; Clypeus 0,18 mm hoch; Mandibeln 0,42 mm lang und am Ende zusammen fast so breit, an der Basis 0,62 mm breit. Bein I 5,85 mm (1,8+0,65+1,4+1,1+0,9); II 5,25 mm (1,6+0,6+1,2+1,1+0,75).

Der Cephalothorax ist deutlicher verkehrt herzförmig als der des ♂; der Hinterleib ist abgerundet trapezförmig, nicht elliptisch wie bei diesem. Die Augen sind relativ kleiner als beim ♂; die vordern Seitenaugen sind 1½ mal so breit als die subegalen übrigen; nur die Seitenaugenhügel sind deutlich, ähnlich wie beim ♂; die vordere Augenreihe ist stärker rekurv als die des ♂; die obere Tangente der Mittelaugen liegt etwa einen halben Augendurchmesser tiefer als der Unterrand der seitlichen; die vordern Intervalle sind gleich 4⅔ Mittelaugendurchmesser; von den hintern

ist das mittlere gleich 5⅓, ein seitliches gleich 6 solcher. Der Clypeus ist beinahe so hoch als das Mittelaugenviereck; er trägt auf halber Höhe eine Querreihe von 7 kurzen, gekrümmten, fast stachelähnlichen Börstchen; ähnliche stehen zerstreut auf dem ganzen Cephalothorax; auf dem Hinterleib sind sie zahlreicher. Der Femur I trägt vorn-oben 3, oben 2 Stacheln, unten etwa 10 stachelähnliche Börstchen; diese sind stärker als die übrigen; an der Tibia stehen unten in der distalen Hälfte 4, hinten 3 Stacheln; an der Unterseite des Metatars stehen 6 Paare. Bein II verhält sich ähnlich (Femur oben 2, vorn-oben 4).

Die parallelseitige Mittelbinde des Cephalothorax ist hellgrau, mit weisser Mittellinie; zwei hellbraune, parallelseitige Intermediärbinden sind beinahe so breit wie die mittlere; der breite Rand ist hellgrau; alle Börstchen stehen auf weisslichen Punkten; die Seitenaugenhügel sind weiss, ebenso eine Querlinie zwischen diesen und eine rekurve Bogenlinie auf dem Clypeus, die in geringem Abstand unter der vordern Augenreihe dieser annähernd parallel durchzieht. Die Mandibeln sind weiss, mit hellbraunem, recurvem Hufeisen nahe der Basis und hellbraunem Ende. Die Beine sind sehr hell, braun, III und IV fast weisslich. Der Rücken des Hinterleibs ist weisslich, hell graubraun retikuliert, mit undeutlicher, hell graubrauner Figur, einem spitzen Winkel, dessen Scheitel am Vorderrand liegt und dessen Schenkel etwas vor dem Hinterrand aufhören. Die ganze Unterseite ist fahl, hell.

Fundort: Soë, 1 ♂ ad., 1 ♀ immat.

Oxyopes calcaratus n. sp.

(Fig. 10.)

♂: Cephalothorax 3,3 mm lang, 2,5 mm breit; Abdomen 4,7 mm lang, 1,6 mm breit; Augengruppe 1,1 mm breit, in Vorderansicht 0,7 mm, in Oberansicht (ohne vorderste Augen) 0,5 mm lang; Gesicht 1,4 mm, Clypeus 0,7 mm hoch; Mandibeln 1,1 mm lang, zusammen an der Basis ebenso breit. Bein I 16,2 mm (4+1,1—4,1+4,8+2,2); II 14,8 mm (3,8+1,2+3,7+4,2+1,9); III 12,1 mm (3,1+1,1+2,9+3,7+1,3); IV 14,1 mm (3,6+1,1+3,3+4,6+1,5).

Der Cephalothorax ist verkehrt eiförmig, hinten leicht gestutzt; in Vorderansicht gehen die unten fast senkrechten Seiten bogenförmig in die wenig gewölbte, breite obere Konturlinie über. Die

Mittelaugen der zweiten Reihe sind die grössten; ihr Durchmesser ist $1\frac{1}{6}$ mal so gross als der der hintersten Augen, $1\frac{1}{2}$ mal als der der Seitenaugen der mittleren Reihe und doppelt so gross als derjenige der vordersten Augen; das vorderste Intervall ist etwas kleiner, das zweite, mittlere, gleich und das hinterste $1\frac{1}{2}$ mal so gross als der grösste Augendurchmesser; das seitliche Intervall der zweiten Reihe ist noch etwas kleiner als das vorderste; die Abstände

Fig. 10.
Oxyopes calcaratus n. sp.
♂. *a*: Abdomen, *b*: R. Palp von aussen, *c*: von unten.
♀. *d*: Epigyne.

der hintersten Augen von den Mittel- und Seitenaugen der zweiten Reihe sind annähernd gleich, etwas kleiner als das hinterste Intervall; die vordersten Augen sind um ihren Durchmesser von denen der zweiten Reihe entfernt. Der Clypeus ist so hoch als die Augengruppe in Vorderansicht; die Mandibeln sind so lang, als das ganze Gesicht hoch ist, an der Basis so breit als lang.

Die Stacheln der Beine, namentlich die der Tibien und Metatarsen, sind stark und sehr lang, fein zugespitzt; der Femur I trägt oben und vorn je 1-1, hinten 1-1-1 Stacheln; an der Patella stehen oben 1-1, wovon der apikale gross ist; an der Tibia finden sich oben 2 Stacheln, unten 3 Paare; der Metatars besitzt einen basalen und einen prämedialen Wirtel von je 3 langen Stacheln, ausserdem noch kleine apikale. Die übrigen Beine sind ähnlich bewehrt. Die Lamina tarsalis des Palps läuft hinten in einen kurzen, zylindrischen, am Ende abgerundeten Sporn aus, der abwärts neben die obere Aussenseite der Tibia gebogen ist.

Die Haut des Cephalothorax ist orangebraun, sein Rand etwas heller; das Augenfeld ist schwarz; Clypeus mit zwei dünnen, schwarzen Strichen, die von den vordersten Augen ausstrahlen, nach unten etwas auseinander weichen und bis zur halben Länge der Mandibeln sich erstrecken. Die Beschuppung des Augenfeldes ist, soweit erhalten, weiss, mit zwei hellroten Strichen zwischen den vordersten und hintersten Augen; wenige noch vorhandene Schüppchen des Cephalothorax sind hellrot. Die Mandibeln sind orangebraun. Die Unterseite des Vorderkörpers ist blasser, hellbraun, ebenso die Beine; feine, scharfe, schwarze Längslinien vorn-unten an den Femora sind am deutlichsten an den vordern; unten-hinten finden sich breitere aber verschwommene, hellbraune Längsbinden, die nicht bis zum Grunde reichen. Der Hinterleib ist oben hell orangebraun; kleine, rötliche Strichlein, die mehr oder weniger zusammenhängen, umgrenzen auf der Vorderhälfte einen schmalen, rhombischen Cardialraum; ähnliche, aber spärlichere, weniger zusammenhängende sind zu zwei undeutlichen Linien gereiht, die vorn in einigem Abstand den vorigen parallel verlaufen, hinten als genäherte subparallele Reihen die Spinnwarzen erreichen; sie sind auf dieser Strecke deutlicher und dunkler, braun; nahe den Seitenrändern stehen vier Paare schwärzlicher Längsflecke, die nach vorn in etwas schiefe Längslinien auslaufen. Auf dem Bauch erstreckt sich eine mässig breite, dunkle Mittelbinde von der Falte zu den Spinnwarzen.

♀: Cephalothorax 2,8 mm lang, 2 mm breit; Abdomen 4,5 mm lang, 2 mm breit; Augengruppe 1,2 mm breit, in Oberansicht (die vordersten Augen sind sichtbar) 0,8 mm, in Vorderansicht 0,65 mm lang; Clypeus 0,75 mm, Gesicht 1,4 mm hoch; Mandibeln 1,2 mm lang, zusammen an der Basis 1,45 mm breit. Bein I 11,6 mm

(3,1+1,1+3+3+1,4); II 10,9 mm (3+1,1+2,8+2,8+1,2); III 8,8 mm (2,6+1+1,9+2,3+1); IV 11,3 mm (3,1+1,1+2,5+3,4+1,2).

Der Cephalothorax ist relativ schmäler als beim ♂; der Vorderrand ist nur wenig konvex gebogen, und die Seitenränder sind nicht so stark abgerundet; in Vorderansicht ist der Umriss abgerundet dachförmig. Das Sechseck der Dorsalaugen ist weniger kompress als beim ♂; die vier mittleren Augen desselben bilden in Oberansicht ein Rechteck, das etwa um ein Fünftel länger als breit ist, beim ♂ dagegen ein Quadrat; die seitlichen Zwischenräume dieser Augen sind 1½ mal so lang als der hintere, quere; nur wenig grösser als letzterer ist dagegen der Abstand der äussern Augen von den hintersten; die Grössenverhältnisse der Augen sind ähnlich wie beim ♂. Die Mandibeln sind etwas kürzer als an der Basis zusammen breit. Der Femur I trägt oben und vorn je 3 Stacheln, wovon nur die beiden distalen vordern lang und stark sind; Patella oben mit 1-1, ebenso die Tibia, letztere unten mit 3 Paaren grosser Stacheln; die des distalen Paares sind etwas auf die Seiten verschoben; der Metatars trägt 3 Wirtel von je 4 Stacheln: am Grunde, in der Mitte und am Ende; die übrigen Beine sind ähnlich bewehrt.

Eine tiefe quere Grube der Epigyne ist mehr als viermal so breit als lang und um $^{4}/_{11}$ ihrer Breite vom Bauchfaltenrand entfernt; hinter ihr ist die Haut in der Mitte zu einer Art schwarzer Haube aufgewölbt, unter welche die Grube eindringt; das Feld vor der Grube ist hell, mit zwei grossen, ovalen dunkeln Längsflecken, die um ihre Breite von einander getrennt sind; in der Mitte dringt das Feld als spitzwinkliger Vorsprung in die Grube hinein, von dessen Spitze an ein niedriger Kiel des Grubenbodens sich bis unter die Haube erstreckt.

Die Färbung des Vorderkörpers ist wie beim ♂; nur treten kurze, anliegende schwarze Börstchen zu zwei parallelen Fleckenreihen zusammen; diese stehen den Aussenrändern näher als der Mitte und biegen sich hinter und neben dem Augenfeld nach unten. Am Hinterleib ist das helle Mittelfeld durch zwei schwärzliche Randbinden begrenzt, die von je drei hellen, etwas nach vorn-unten geneigten Längslinien durchschnitten werden. Ein zweites ♀ ist dunkler; vor allem ist die Bauchbinde schwarz und das Sternum ist grau.

Fundort: Soë, 1 ♂, 2 ♀ ad., 1 ♂, 2 ♀ juv.

Oxyopes timorensis n. sp.

(Fig. 11.)

♀. Cephalothorax 3,4 mm lang, 2,3 mm breit; Abdomen 5,3 mm lang, 2,8 mm breit; Dorsalaugensechseck (die vordersten Augen sind von oben nicht sichtbar) 1,3 mm breit, 0,7 mm lang (in Oberansicht); die ganze Augengruppe ist von vorn gesehen 0,75 mm lang; der Clypeus ist 0,9 mm hoch; die Mandibeln sind 1,2 mm lang, beide zusammen an der Basis 1,4 mm breit. Bein I 12 mm (3,3+1,2+3,1+3,1+1,3); II 11,7 mm (3,3+1,1+3+3+1,3); III 9,5 mm (2,7+1+2,2+2,4+1,2); IV 11,4 mm (3,2+1+2,6+3,4+1,2).

Der Cephalothorax ist relativ noch etwas schmäler als beim ♀ der vorigen Art; der Vorderrand ist viel stärker gebogen; die mittleren Augen der zweiten Reihe sind relativ grösser, auch die Verschiedenheit der übrigen Augen ist grösser (Verhältnis der Durchmesser = 25 : 18 : 18 : 10).

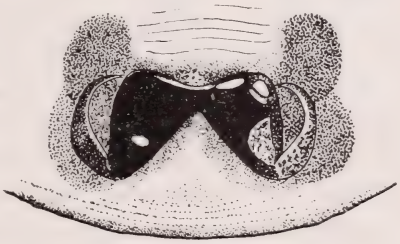


Fig. 11.
Oxyopes timorensis n. sp. ♀.
Epigyne.

An Femur I stehen oben, hinten-oben und vorn je 2 Stacheln; die vordern sind die stärksten; ihnen schliesst sich noch ein weiterer, rudimentärer an; Patella oben mit 1-1, hinten mit 1 Stachel; Tibia oben mit 1-1, vorn und hinten auf zwei Drittel der Länge mit je 1, unten mit 2 Paaren sehr langer und ganz rudimentärer apikaler; Metatars mit 3 Wirteln von je 4 (?) Stacheln (zum Teil abgebrochen).

Epigyne mit grosser, massiver, schwarzer Platte, die nach vorn über das Geschlechtsfeld schief ansteigt; sie ist beinahe 1½ mal so breit als lang, nach vorn leicht verschmälert; der freie Vorderrand ist flachwinklig eingebuchtet, die Aussenecken sind abgerundet; die Basis, die mit dem hellen Tegument dahinter verwachsen ist, ist ein weit vordringender spitzer Winkel; die Länge der Platte ist in der Mitte nur ein Fünftel der seitlichen, und der Abstand von der Bauchfalte ist in der Mitte eher etwas grösser als die Seitenlänge, aussen nur die Hälfte. Neben der Platte liegen zwei

halbmondförmige Gruben, die wahrscheinlich unter ihre Seiten eindringen; sie sind aussen von erhabenen, rauhen Rändern begrenzt, die hinten ziemlich breit sind und sich nach vorn allmählich zuspitzen. Die schwärzlichen Flecken des Teguments sind viel kleiner als bei der vorigen Art und etwas einwärts gebogen; ihr Intervall ist fast dreimal so gross als ihre Breite; nach hinten sind sie verlängert und umfassen als breite Säume die Grubenränder.

Die Haut des Cephalothorax ist mit einer schmalen, hellbraunen Mittelbinde gezeichnet; vorn ist diese so breit wie das hinterste Augenpaar, nach hinten leicht verschmälert; sie berührt eben noch den obern Rand der hintern Abdachung; ihre Ränder werden von zwei diffusen, braunen Linien gebildet; zwei weissliche Binden von gleicher Breite begrenzen die mediane; alle drei zusammen bilden eine mittlere Area, die auf halber Länge und am Ende etwas verengt und hier schmäler ist als das Augenfeld; zwei schmale, rötlichbraune, dunkel behaarte Intermediärbinden trennen das Mittelfeld von der etwas breiteren, weisslichen Randgegend. Die Beschuppung der hellen Partien ist weiss. Der Clypeus ist weiss; die dunkelbraunen Linien sind weniger scharf, aber breiter als bei der vorigen Art und erstrecken sich über die Mandibeln in der Längsrichtung bis zum Ende. Die Mandibeln sind rötlichbraun, die Maxillen fahl, schmal dunkel gerandet; die Lippe ist schwärzlich; das Sternum ist hellbraun, mit drei Paaren etwas schräger, schwärzlicher Strichlein neben den Hüftenintervallen. Die Hüften sind weisslich, innen dunkel gerandet; die Beine sind hellbraun; über die Femora ziehen sich auch oben undeutliche, dunkle Linien; auf ihrer Unterseite sind je zwei breite, aber verwaschene Längsstriche. Der Hinterleib gleicht, auch unten, dem der vorigen Art.

Fundort: Soë, 1 ♀.

Cosmophasis albomaculata n. sp.

(Fig. 12.)

♂: Körper total 5,6 mm; Cephalothorax 2,6 mm lang, 2 mm breit, 1,3 mm hoch; Abdomen 3 mm lang, 1,5 mm breit; vordere Augenreihe 1,4 mm, hinterste 1,55 mm; Augengruppe 1,1 mm lang; Mandibeln 1 mm lang, an der Basis zusammen ebenso breit; Lippe 0,56 mm lang, 0,35 mm breit; eine Maxille 0,8 mm lang, vor dem Ende 0,4 mm breit; Sternum 1,1 mm lang, in der Mitte 0,7 mm,

am Vorderende 0,35 mm breit; Palp 2,75 mm (1+0,6+0,5+0,65); Bein I 6,9 mm (2+1,2+1,6+1,3+0,8); II 6,3 mm (1,8+0,9+1,5+1,4+0,7); III 5,5 mm (1,8+0,7+1,1+1,3+0,6); IV 6,3 mm (1,9+0,8+1,4+1,6+0,6).

Der Cephalothorax ist nach hinten mässig erweitert; der Thorax ist kaum länger als die Kopfplatte; im Profil ist die höchste Stelle bei den Hinteraugen; nach vorn ist die Profillinie erst fast wagrecht, nur bei den Vorderaugen etwas abwärts gebogen, nach hinten ist sie erst mässig, dann als hintere Abdachung etwas steiler geneigt. Die dritte Augenreihe ist etwas breiter als die vordere; die Augen der zweiten Reihe sind unbedeutend näher bei den hintersten als bei den vordern seitlichen: sie stehen etwa um ihren Durchmesser höher als der Oberrand der letzteren; dieser liegt etwas höher als der Unterrand der hintersten. Die vordere Augenreihe ist rekurv; die obere Tangente der Mittelaugen geht durch die Zentren der seitlichen; die Mittelaugen sind fast doppelt so breit als die seitlichen, diese etwas grösser als die Hinteraugen; das vordere mittlere Intervall ist gleich $^1/_8$ Durchmesser der Mittelaugen, ein seitliches ist doppelt so gross als das mittlere; der Clypeus ist gleich $^3/_4$ Mittelaugendurchmesser. Die Mandibeln sind fast so lang, als das Gesicht hoch ist, an der Basis zusammen so breit als lang; die Furchenrandzähne stehen etwas entfernt hinter dem Vorderende einander gegenüber; von den beiden vordern ist der apikale etwa so gross als der Hinterrandzahn, der basale ist kleiner. Die Lippe ist $1^3/_5$ mal so lang als breit, spitzbogig; die Maxillen sind $1^2/_5$ mal so lang als die Lippe, am Grunde schmäler, vor dem Ende breiter als diese, halb so breit als lang, längsgerichtet; am Ende sind sie aussen abgerundet, innen schief gestutzt. Das Sternum ist etwas mehr als $1^1/_2$ mal so lang als breit, am Vorderende halb so breit als in der Mitte. Der Femur des Palps ist viermal so lang als dick,

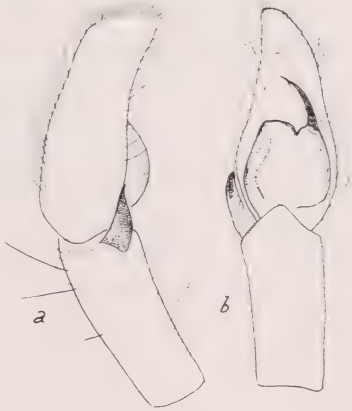


Fig. 12.
Cosmophasis albomaculata n. sp. ♂.
Tibia + Tars des Palps, *a*: von aussen, *b*: von unten.

etwas kürzer als Patella — Tibia; letztere ist wenig kürzer als erstere, dreimal so lang als dick; der Tars ist unbedeutend länger als die Patella; die Apophyse der Tibia ist etwa so lang als der Durchmesser des Gliedes; sie entspringt an der untern-äussern Ecke, ist vor- und leicht abwärts gerichtet, leicht sigmoid gekrümmt, zugespitzt. Der Bulb ist eine stark abgerundet vierseitige Platte, die kaum die Basalhälfte des schmalen, langen Tars einnimmt; sein Endrand hat nahe der Mitte eine kurze Einkerbung, neben der an der Innenecke ein ziemlich langes, nach aussen-vorn gerichtetes und gebogenes Stylum entspringt. Patella — Tibia des 4. Beinpaares sind beträchtlich länger als die des 3. Paares. Die Stacheln von Bein I sind klein; am Femur stehen oben und vorn-oben je 3, an der Tibia unten-vorn nahe dem Ende 1, unten 3 Paare, am Metatars unten nahe der Basis und am Ende je 1 Paar; Femur III trägt oben, vorn und hinten je 3; vorn stehen die beiden apikalen schräg übereinander; an der Patella stehen vorn und hinten je 1, an der Tibia vorn 2, hinten 3, unten 2 Reihen zu je 2; der basale Wirtel des Metatars besteht aus 2, der mittlere aus 3, der apikale aus 4 Stacheln; der Femur IV trägt oben 3, vorn 1, die Patella vorn und hinten je 1; an der Tibia sind vorn und hinten je 3, unten 2 Reihen zu je 2; an der Basis des Metatars stehen 1—1, vor der Mitte 2+2, am Ende 3+1.

Die Kopfplatte ist lederrunzlig, schwärzer als der sehr dunkel rotbraune Thorax; die Mandibeln sind rotbraun, die Mundteile und das Sternum schwärzlich; der Palp ist weisslich, sein Trochanter und die Basis des Femurs schwärzlich, sein Tars rotbraun. Bein I ist am dunkelsten, rötlichbraun; an allen Beinen sind die Femora getrübt; die Hüften, die Unterseiten der Femora, die Oberseiten der Patellen und Tibien der Beine III und IV sind hell lehmfarben, mit engen dunkeln Ringen an der Basis der Patellen, an Basis und Enden der Tibien. Die Augsbrauen sind oben-aussen und aussen hellrot; der Zwischenraum der Mittelaugen, oben in einen Fleck erweitert, ist wie der Clypeus weiss behaart; zwei weit getrennte Querflecke am Hinterrand der Augenplatte, sowie ein grösserer Punkt vor dem Hinterende des Cephalothorax sind weiss; sonst ist die Behaarung des letzteren spärlich, dunkel, perlmutterglänzend. Auf dem glänzenden, schwarzen Hinterleibsrücken sind ein rhombischer Querfleck am Vorderrand, zwei grössere Randpunkte auf zwei Drittel der Länge und ein unpaarer vor dem Hinterende

schneeweiss; sonst sind die Haare abgerieben, die vorhandenen Spuren sind irisierend; das Sternum ist anliegend weiss behaart; weiss sind auch zwei stellenweise eingeschnürte oder unterbrochene Randbinden auf den vordern zwei Dritteln des Bauchs, sowie eine Querbinde vor den Spinnwarzen. Die übrige Behaarung ist dunkel, irisierend.

Fundort: Soë, 1♂.

Aurivilliola ? timorensis n. sp.

(Fig. 13.)

(Die Längen der Femora überschreiten etwas das für die Gattung angegebene Maximum.)

Körper 6,8 mm lang. Augenhügel 0,4 mm hoch, 0,5 mm lang, 0,6 mm breit; sein Abstand vom Stirnrand ist gleich 0,6 mm. Palp

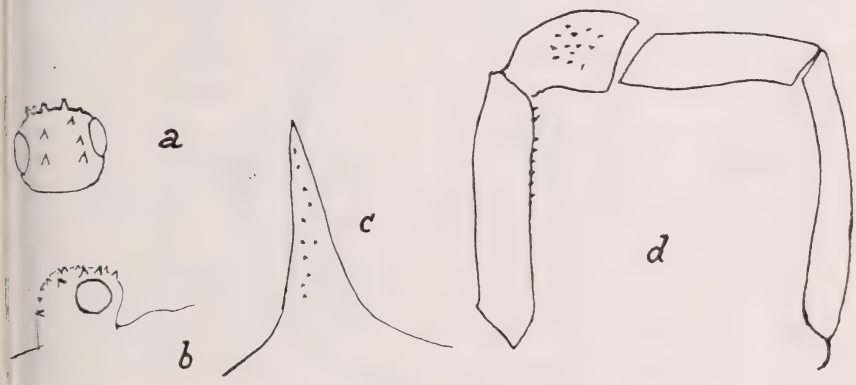


Fig. 13.
Aurivilliola timorensis n. sp. ♂.
a: Augenhügel von oben, *b*: von der Seite, *c*: Rückendorn, *d*: Palp.

4,6 mm (1,4+0,7+0,9+1,6). Femur I 8,5, II 14, III 7,5, IV 10,6 mm; Beine (annähernd) I 84, II 70, III 32, IV 44 mm.

Die Femora der Beine I, III und IV weisen keine Noduli auf, an Femur II finden sich drei solcher. Der Femur des Palps ist unten deutlich, an den Seiten viel spärlicher mit spitzen Körnern versehen; die Patella hat keine Apophyse und ist rundum spitz bekörnelt, nur auf der Innenseite spärlicher; an der Tibia finden sich nur spärliche Börstchen; Tars unten, mit Ausnahme des Endvier-

tels, mit einer Längsreihe dicht gedrängter, spitzer Körnchen. Das Basalglied der Cheliceren trägt oben im mittleren Drittel etwa 8 Körner, wovon die hintern-innern grösser sind. Von den beiden Körnerreihen des Augenhügels besteht die linksseitige, regelmässigere aus 5 Körnern, wovon 4 oben, 1 auf der Vorderseite. Vor dem Augenhügel erheben sich nahe dem Stirnrand 2 grössere Körner nebeneinander zu Seiten der dunkeln Doppellinie; von 2 kleinern Körnern ist das eine zwischen den eben erwähnten gelegen; das kleinere dahinter ist spitz; am Stirnrand stehen unten 2 längere, wagrechte, fast zylindrische helle Zäpfchen dicht nebeneinander, die mit dunkeln spitzen Körnchen besetzt und am Ende kurz zugespitzt sind.

Der Carapax ist orangebraun, mit etwas dunkleren Grübchen versehen; der Augenhügel ist dunkelbraun. Die wulstigen vordern Partien der freien Thoracaltergite sind braunschwarz, gröber bekörnelt als die hintern orangebraunen. Das Scutum des Abdomens ist braunschwarz, dicht und ziemlich grob gekörnelt; ähnlich sind die etwas wulstigen hintern Hälften der Abdominaltergite, während deren vordere Partien, sowie das Tegument zu Seiten des Scutums heller braun sind; der Rückendorn des Scutums ist 1,3 mm hoch, zugespitzt, etwas spärlich bekörnelt. Die Beinhüften sind unten braun, dunkler gerandet, mässig dicht aber grob gekörnelt; die Körner der Randreihen sind länger als breit, in der Mitte etwas eingeschnürt, am Ende gestutzt, mit scharfen Ecken. Der Genitaloperkel ist auch braun, wie die Coxen bekörnelt, nur etwas spärlicher. Die Sternite sind sehr fein und dicht flach gekörnelt; ihre vordern Partien sind schön dunkelbraun, die hintern Hälften heller, mehr graubraun. Die Beine tragen zerstreute Spiculae. Bein I: Femur dunkelbraun, Patella schwarz, Tibia braunschwarz, der Rest dunkelbraun; Bein III und IV ähnlich wie I, doch ist der Femur etwas heller, die Tibia basal und apikal etwas aufgehellt, braun; an Bein II ist der Femur trübbraun, am Ende verdunkelt; die übrigen Glieder sind ähnlich gefärbt wie bei Bein I.

Fundort: Soë, 1 ♂.

B. MATERIAL VON NINGPO-FU, Prov. Tschekiang, China, geschenkt von G. Reichlin.

Clubiona reichlini n. sp.

(Fig. 14.)

♂: Körper 6 mm lang; Cephalothorax 2,6 mm lang, 1,9 mm breit; Kopf bei der hintern Augenreihe 1,2 mm breit; vordere Augenreihe 0,7 mm, hintere 1,2 mm breit; Mandibeln 1,3 mm lang,

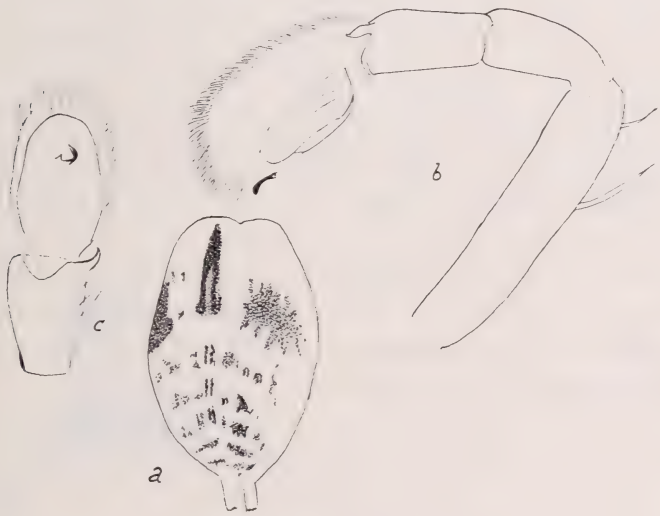


Fig. 14.
Clubiona reichlini n. sp. ♂.
a: Abdomen, *b*: linker Palp von aussen, *c*: Tibia + Tars von unten.

beide zusammen an der Basis 1,2 mm breit; Palp 2,3 mm (0,8+0,4+0,4 (inklusive Apophyse)+0,7); Bein I 6,9 mm (1,9+0,9+1,8+1,4+0,9); II 7,2 mm (1,9+0,9+2+1,5+0,9); III 6,5 mm (1,7+0,8+1,9+1,4+0,7); IV 8,6 mm (2,3+1+2+2,3+1).

Bestachelung der Beine: Femur I oben 1-1-1, vorn 1; Femur II—IV oben 1-1-1, vorn und hinten je 1; Tibia I—II unten 2-2; Tibia III und IV vorn, hinten und unten-vorn je 1-1; Metatars I und II unten 2 nahe der Basis; Metatars III oben 1-2, vorn 1-1-1,

hinten 1-1, unten 2-2; Metatars IV oben 1, vorn, hinten und unten je 1-1-1. Die Stacheln sind meist abgerieben, die Angaben darum unsicher.

Der Stirnrand ist konvex, seine Ecken sind leicht abgerundet. Die hintere Augenreihe ist etwas rekurv; ihre Seitenaugen sind etwas kleiner, namentlich schmäler als die runden Mittelaugen; ein seitlicher Zwischenraum ist gleich $1\frac{1}{3}$, der mittlere fast gleich 2 Mittelaugendurchmesser. Die vordere Reihe ist fast gerade; die Seitenaugen sind um eine Spur kleiner als die mittleren; das mittlere Intervall ist gleich $^2/_3$, ein seitliches gleich ½ Mittelaugendurchmesser; vordere und hintere Mittelaugen sind gleich gross; ihr Trapez ist so hoch als vorn breit, hinten mehr als $1\frac{1}{2}$ mal breiter. Der Clypeus ist noch niedriger als die Breite eines seitlichen Vorderaugenintervalles. Die Mandibeln sind an der Basis etwas knieförmig, in Vorderansicht nach unten kaum verschmälert, am Ende fast quer gestutzt; der Unterrand der Klauenfurche ist zahnlos; am Oberrand steht ein Zähnchen ziemlich entfernt vom Gelenkausschnitt; darüber bildet ein noch kleineres Zähnchen die etwas vorragende untere Ecke einer glatten, schwarzen Leiste, die sich gegen die Mandibelbasis hinzieht. Der Femur des Palps ist etwas länger als Patella + Tibia; letztere beiden sind annähernd gleich lang, jede etwa doppelt so lang als dick; die Apophyse an der obern-äussern Endecke der Tibia ist klein, nur etwa $^1/_5$ der Stammlänge, ein kleines horizontales Zäpfchen, dessen Ende in ein kurzes, etwas aufwärts gerichtetes Spitzchen ausgezogen ist; in Unteransicht ist die Apophyse schräg auswärts, das Endspitzchen einwärts gerichtet. Der Tars ist kürzer als Patella + Tibia, der Bulb länglich eiförmig; die kleine, schwarze Apophyse auf $^2/_3$ seiner Länge ist sichelförmig nach innen gebogen und trägt an der Basis der Innenseite einen helleren Zahn.

Der Cephalothorax ist orangebraun; die Mandibeln sind rotbraun; die Maxillen sind heller, die Lippe ist, besonders marginal dunkler als die Mandibeln. Das Sternum ist ziemlich lebhaft bräunlichgelb, marginal etwas dunkler; die Hüften sind fahl, etwas dunkler als die Unterseite der Beine; diese sind oben gelbbraun, mit schmalen dunkeln Ringen an den Enden des Femur und der Patella an Basis und Ende der Tibien und an den Enden der Metatarsen. Der Hinterleib ist hell graubräunlich, dunkelbraun gezeichnet; die Zeichnung besteht aus einem schmal keilförmigen, hinten

breiteren Cardialstrich und etwa 10 flachwinkligen Querreihen unregelmässiger Fleckchen; die beiden vordersten, im Niveau der Hinterhälfte des Cardialflecks, sind in der Mitte weit unterbrochen und unter sich durch Verdunklung der Grundfarbe zu grösseren seitlichen Flecken verschmolzen.

Clubiona ningpoensis n. sp.

(Fig. 15.)

♀: Körper 6,6 mm lang; Cephalothorax 2,6 mm lang, 1,9 mm breit; Kopf bei der hintern Augenreihe 1,4 mm, letztere 1,3 mm, vordere Augenreihe 0,9 mm breit; Mandibeln 1,1 mm lang, zusammen an der Basis 1,2 mm breit; Bein I 5,2 mm (1,6+0,9+1,2+0,8+0,7); II 5,6 mm (1,7+0,9+1,2+1+0,8); III 5 mm (1,5+0,7+1+1,2+0,6); IV 7,2 mm (2,2+0,9+1,5+1,9+0,7).

Bestachelung: Femur I und II oben 1-1-1, vorn präapikal 1; Femur III und IV oben 1-1-1, vorn und hinten präapikal je 1;

Fig. 15.
Clubiona ningpoensis n. sp. ♀.
a: Ende der linken Mandibel von unten, *b*: Epigyne.

Tibia I und II unten 1-2 (subbasal und median); Tibia III und IV vorn, hinten und unten-vorn je 1-1; Metatars I und II unten mit Scopula und mit 2 langen, subbasalen Stacheln; Metatars III oben 1, vorn und hinten je 1-1, unten 2-2; Metatars IV oben 2-2-2, unten 2-1-2.

Der Kopf ist relativ breiter als der von *C. reichlini*. Beide Augenreihen sind gerade und alle Augen subegal (vorn sind die mittleren und hinten die seitlichen um eine Spur kleiner); der hintere mittlere Zwischenraum ist etwas mehr als zweimal, ein seitlicher 1½ mal so gross als ein Augendurchmesser, der vordere

mittlere gleich 1 und ein seitlicher gleich ½; das Mittelaugentrapez ist in Oberansicht so lang als vorn breit, hinten $1^2/_3$ mal breiter. Der Vorderrand der Mandibelklauenfurche trägt 7 Zähne; der 2. von der Basis an gerechnet ist bei weitem der grösste, der 1. ist nicht halb so gross und steht isoliert; die 5 apikalen sind viel kleiner, nehmen endwärts an Grösse ab und bilden mit Einschluss des Hauptzahns eine zusammenhängende Reihe.

Der Hinterrand der Epigyne hat eine kurze, aber sehr breite Einbuchtung (Länge : Breite = 1 : 6); diese ist trapezförmig, vorn und seitlich von einem spangenartigen Rand eingefasst, der dunkler, an den Seiten fast schwarz gefärbt ist; unmittelbar davor schimmern zwei runde, aneinander stossende Samentaschen durch, die zusammen annähernd so breit sind wie jener; die Haut über diesen Taschen ist besonders gegen die Mitte zu grubig-runzlig.

Der Cephalothorax ist hell orangebraun, nach vorn ins hell rotbraune übergehend; letzteres ist auch die Färbung der Mandibeln, während die Beine wie der Thorax gefärbt sind; auch das Sternum hat dieselbe Nuance; dagegen sind die Hüften und Beinunterseiten heller, fahler; die Mundteile sind braun, dunkler als das Sternum; der Hinterleib ist bräunlichweiss; die Haare sind fast weiss.

Argiope amoena L. Koch: 1 ♂, 42 ♀ und Juv.; *A. bruennichi* (Scop.): 4 ♀, 5 Juv.; *Araneus ventricosus* L. Koch: 1 ♂, 6 ♀, 2 ♂ juv.; *Tetragnatha nigrita* Lendl: 3 ♀; *T. propioides* Schenkel: 1 ♀; *Misumenops tricuspidata* (Fabr.): 2 ♀ juv.; *Xysticus ephippiatus* Simon: 1 ♀; *Heteropoda venatoria* L.: 7 ♀, 1 Juv.; *Agelena opulenta* L. Koch ?: 21 Juv.; *Pardosa chionophila* L. Koch: 1 ♂, 1 ♀; *Oxyopes sertatus* L. Koch: 1 ♀; *Plexippus paykulli* (Aud.): 1 ♂.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE
Tome 51, nº 5 — Avril 1944

Keratella (Anuraea) serrulata Ehrbg.

Ein Beitrag zur Keratellen-Systematik.

3. Mitteilung über die Fauna spanischer Gebirgsseen.[1]

Von

G. BURCKHARDT

Basel.

Mit 6 Textabbildungen.

In einer Planktonprobe des Prof. W. Halbfass aus dem Lago de Lacillo in der nordwest-spanischen Sierra Seguindera habe ich neben riesigen Mengen von *Keratella cochlearis*, neben *Ploesoma hudsoni*, *Polyarthra trigla (platyptera)*, *Asplanchna priodonta* und einem *Trichocercus (Mastigocerca) scipio* einige Exemplare von *Keratella serrulata* gefunden. Die beiden letzten Rotiferen haben wohl nicht dem Plankton angehört, können vielmehr durch einen Sturm, der dem Fang vorausgegangen war — genauer: durch seine Wellen und seine Drift — ins freie Wasser verschleppt worden sein.

Beim Studium der *Keratella serrulata* hat sich mir die Notwendigkeit ergeben, die noch viel zu wenig beachtete *serrulata*-Gruppe [2] zu revidieren. Wird doch *K. serrulata* von einigen Forschern mit *K. quadrata (aculeata)* vermengt [3], geschweige, dass man erkannt hätte, dass sie einer besonderen Artengruppe angehört, die der *cochlearis*- und der *quadrata*-Gruppe gleichwertig ist, und gar dass man ihre wichtigste systematische Eigentümlichkeit ihrem Wesen nach verstanden hätte.

---

[1] Die erste dieser Mitteilungen behandelt *Diaptomus castaneti* (Ztschr. f. Hydrologie, Bd. 1), die zweite *Conochilus unicornis* mit nicht verwachsenen Lateraltastern (die gleiche Ztschr., Bd. 9).

[2] Diesen Ausdruck brauchte schon Lie-Pettersen, da ihm zwei sehr verschiedene Vertreter der Gruppe vorlagen.

[3] Zu Unrecht beruft man sich dabei auf E. F. Weber. Dieser kannte *K. serrulata* 1898 nicht und führte sie nur mit grösster Reserve an. Im „Catalogue" von 1918 ist sie als Art anerkannt und sehr gut gekennzeichnet.

Ein Blick auf *K. cochlearis* und *K. quadrata* erweist, dass für die Keratellen-Systematik nichts so wichtig ist wie die Felderung des mittlern Längsstreifens der dorsalen Lorica.

Bei *K. cochlearis* läuft das allen Keratellen gemeinsame mediane Vorderrand-Feld [1] (Area occipitalis mediana), dessen Seitenränder auf den medialen Vorderdornen beginnen, gegen hinten in eine Spitze aus. Und an dieser beginnt der Kamm oder besser die Rippe, die in der Symmetrie-Ebene bis auf den Hinterdorn oder bis ans runde Ende des Dorsalpanzers zieht. Gestört wird diese beherrschende Rippe nur bei einer der vielen Varianten, die sich im Laufe des Sommers entwickeln können, wo im Treffpunkte der vier grossen Kammfelder (Carinales) zuerst eine Knickung auftritt, dann sich ein überzähliges und unsymmetrisches Feld einschiebt. Beide aber lassen sowohl den vordersten, wie den längern hintern Teil der Mittelrippe unberührt.

Bei *K. quadrata* (früher *A. aculeata*) dagegen grenzt an die mediane Occipitalis hinten das geschlossene Sechseck des ersten Medianfeldes an, dem sich in gleicher Weise ein zweites, gleichartiges anreiht, und diesem folgt ein allermeist offenes drittes. Gegen den Vorderrand jeder Mediana (Me) dringt mit einer Ecke von der Seite her die entsprechende Lateralis vor. (Ausser den kleinen lateralen Occipitalen sind also von diesen Feldern meist drei Paare vorhanden, deren jedes um eine halbe Feldbreite weiter vorne liegt als das Medianfeld gleicher Nummer.) Ähnliches geschieht den Laterales (La) durch die Marginales (Ma), die aber, wenn überhaupt, oft nur als offene zweiseitige oder als schmale, offene, vierseitige Gebilde auftreten, wie auch die La 1 nicht immer geschlossen erscheinen.

In dieses Schema von *K. quadrata* lässt sich auch *K. stipitata* einspannen. Von Me 3 zeigt sie freilich nur noch einen winzigen Streifen, von den Marginalen keine Spur mehr. So stark sind Länge und Breite ihrer Schale verkleinert.

---

[1] Den Ausdruck „Platten" für die Felder der dorsalen Loricahälfte sollte man vermeiden, da zwischen ihnen keine Fugen zu sehen sind, und da „Platte" auch für die ventrale und selbst für die dorsale Loricahälfte verwendet wird. Dieses offene mittlere Vorderrandfeld sollte nicht als erstes Medianfeld gezählt werden; denn eine solche Zählung lässt sich bei den lateralen und den marginalen Reihen nicht durchführen, weil die Occipitales dort oft schwer oder gar nicht zu erkennen sind. Ich beginne die Zählung in jeder Reihe mit dem vordersten Felde, das (mindestens gegen vorn) geschlossen ist.

Völlig anders erscheint mir die Felderung der *Keratella*, die LUCKS 1912 unter dem Namen *curvicornis* abgebildet hat. Die wirkliche *K. curvicornis* Ehrbg. ist nichts als eine *K. quadrata* ohne Hinterdorne. Von ihr unterscheidet sich „*curvicornis*" LUCKS in folgendem:

1. Me 3 voll ausgebildet, dahinter noch eine lange Me 4;
2. hinterer Umriss schlank gerundet (bei *K. quadrata* breit, fast eckig);
3. La 1 und La 2 verschmolzen;
4. La 3 und Ma 3 nicht alternierend; zwischen, vor und hinter diesen Feldern kreuzen sich die Rippen rechtwinklig;
5. die Länge und besonders die Breite des Körpers geringer als bei *K. quadrata*.

Mit Recht wehrt sich LUCKS für die Artberechtigung dieser seiner *Keratella*. Ich schlage für sie den neuen Namen *Keratella lucksi* vor.

K. paludosa Lucks hat auch HARRING für eine gute Art gehalten. Ich halte sie für ein sehr aberrantes Glied der *quadrata*-Gruppe: vier oder eigentlich fünf Medianfelder; vordere sechseckig und ungewohnt breit, hintere viereckig mit gekreuzten Rippen; die unsymmetrische Verlängerung nach hinten, ähnlich wie bei *K. levanderi* in der *serrulata*-Gruppe, ist nicht mit dem linken Hinterdorne zu homologisieren.

Auch bei diesen Keratellen, die nicht zur Art *quadrata*, aber zur *quadrata*-Gruppe gerechnet werden können, gibt es keine Spur einer medianen Längsrippe. Das unterscheidet die Quadraten auf den ersten Blick von den Cochlearen, die die Längsrippe schon auf der vordern Schalenhälfte, und von den Serrulaten, die sie erst im hintern Drittel oder Viertel zeigen.

Mit der Mittelkielgruppe (den Cochlearen) und der Mittelfeldergruppe (den Quadraten) haben wir nun *Keratella serrulata* zu vergleichen. Wir werden dabei erkennen, dass es nicht angeht, sie mit *K. quadrata* zu verschmelzen. Die mir aus der Literatur bekannten und die von mir untersuchten Serrulaten bezeichne ich an den hier wiedergegebenen Bildern und in den Tabellen auf S. 210, 221 und S. 225 mit den gleichen Ziffern und Buchstaben. Unter „A, B, C" habe ich wertvolle Textstellen in die Tabellen einbezogen.

Zwar stimmen bei *K. serrulata* die mittlere Occipitalis und die anschliessende Mediana, das offene und das erste geschlossene Sechseckfeld, mit dem von *K. quadrata* her bekannten einigermassen [1] überein. Das zweite mediane Feld aber läuft nach allen

---

[1] *cc'* ist bei vielen Quadraten auf einen engen, höckerfreien Durchpass verkürzt (GOSSE hält diesen bei einer „Form" für eine quadratische Area und zeichnet ihn so). Bei den Serrulaten aber ist *cc'* immer eine lange Rippe.

Erklärungen und Nachweise zu den Nummern an den Bildern und in den Tabellen S. 221 und 225.

In diesem Aufsatz				Beim Autor		
Jetziger Name *Keratella*	Fundgegend	Bildseite	Nummer	Nummer des Bildes	Autor	Jahr
serrulata	Berlin	211	1 a	XIII 1	Ehrenberg Ch. G. [1]	1838
„	„	„	1 b	XIII 2	„	„
„	„	„	1 c	XIII 3	„	„
serr. v. *gossei*	England	212	2 a	8 a	Gosse P. H. [2]	1886
„ „	„	„	2 b	8 b	„	„
serrulata	„	212	2 c	8	„	„
serrulata	Nor-	213	3 a	19	Lie-Pettersen [3]	1909
„	wegen	Text	(3 b)	(p. 76 ff.)	„	„
serrulata	Spanien	214	4 a		Original	1944
„	„	„	4 b		„	„
serrulata		Text	A	(p. 136)	Wesenberg [4]	1930
„		„	B	(p. 70)	Rylov [5]	1935
„		„	C	(p. 82)	Weber M. [6]	1918
levanderi	Nor-	215	5 a	20	Lie-Pettersen [3]	1909
„	wegen	„	5 b	21	„	„
sarmatica	Moskau	216	6	1	Wermel [7] [8]	1930

[1] *Die Infusionsthierchen...*, Berlin.
[2] Hudson C. T. and Gosse, *The Rotifera*, London.
[3] *Zur Kenntnis der Süsswasser-Rädertier-Fauna Norwegens*, Aarbog Bergens Museum, 1909, n. 15.
[4] Danske Videnskabs Selsk., Naturv. Math. Afd., 9. Række, t. 2.
[5] Thienemanns *Binnengewässer*, Bd. 15: „Das Zooplankton", p. 70, t. 8 u. 9.
[6] Weber E. F. et G. Montet, *Rotifères*, in *Catalogue des Invertébrés de la Suisse*, fasc. 11, Genève 1918.
[7] *Über die Variabilität von Anuraea aculeata* var. *serrulata*. Int. Revue Hydrobiologie und H. gr., Bd. 24, p. 140 ff.
[8] Den Namen schreibt Rylov in philologischer Transskription „Vermel".

bekannten Bildern hinten in eine Spitze aus, hat also eine ungerade Zahl von Seitenrippen. An seiner medianen Spitze setzt die mediane Längsrippe ein, die am queren hintern Schalenrande endet. Ihr liegen zwei symmetrische Felder an, die von je vier Seitenrippen begrenzt und gegen den Hinterrand offen, sowohl die Reihe der Lateralen als die der Marginalen zu enden scheinen. Ein Streit darüber, ob sie als La 4 oder als Ma 6 [1] oder besser, wie die medialen Felder der *cochlearis*-Gruppe, als Carinalen (Ca) zu gelten haben, ginge am wesentlichen vorbei.

[1] Oder gar als eine nachträglich median geteilte Me 3, wie Gosse gemein hat.

Genauer betrachten müssen wir das zweite Mittelfeld. Selten hat dieses fünf, meist dagegen sieben Ecken. So haben es EHRENBERG, GOSSE und LIE-PETTERSEN auf den meisten ihrer Bilder wiedergegeben. Das Alter dieser Bilder beträgt summiert nun 200 Jahre, und in dieser Zeit sind sie, wie es scheint, weder von

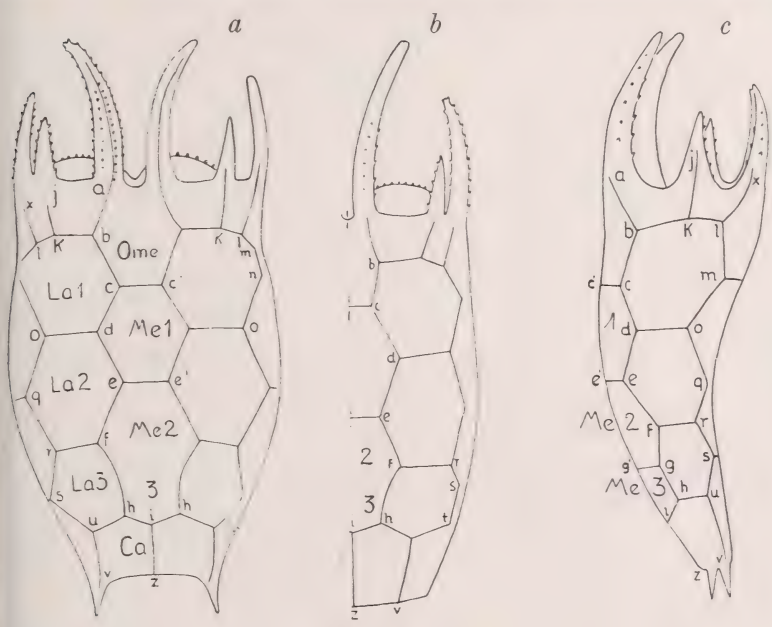


FIG. 1 a—c.

Keratella serrulata Ehrbg.

Schematische Kopien nach EHRENBERG 1838. Die Felder (Areae) sind auf allen Bildern gleich bezeichnet:

O me, O la, O ma: mediane, laterale und marginale Occipitalis (Vorderrandfeld).
Me 1, Me 2, Me 3: 1., 2. und 3. Mediana (Medianfeld).
La 1, La 2, La 3: 1., 2. und 3. Lateralis (Lateralfeld).
Ma 1, Ma 2, Ma 3, Ma 4: 1., 2., 3. und 4. Marginalis (Marginalfeld).
Ca 1, Ca 2: 1. und 2. Carinalis (Carinalfeld).

Die Ecken sind auf allen Bildern mit den gleichen kleinen Buchstaben bezeichnet.

ihren Autoren, noch von deren Nachfahren je kritisch angesehen worden. Damit wir das endlich nachholen können, stelle ich die bisher veröffentlichten Bilder und die meiner spanischen Form in gleicher Grösse und gleich schematisiert zusammen.

Mit der vordern Querrippe *ee'* schliesst das Siebeneck an Me 1

an; es scheint also Me 2 heissen zu müssen. Mit den Rippen *ef* grenzt es wie bei *K. quadrata* an die La 2. Diese sind hier meist normale Sechsecke (wie oft auch die La 1), und werden an der grössten Breite des Siebenecks bei *f* durch La 3 abgelöst. Diese aber sind in der Regel nur Fünfecke, da sie einer medialen Ecke

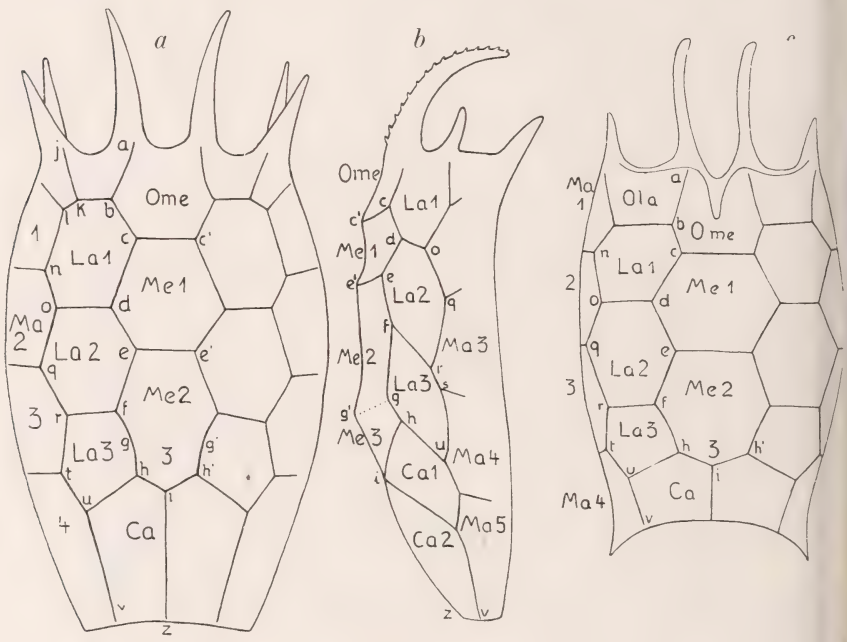


Fig. 2 a—b.

Keratella serrulata n. var. *gossei*.

Schematische Kopien nach Gosse (Huds. a. G. 1886), s. bei Fig. 1.

Fig. 2 c.

Keratella serrulata Ehrbg. (typus).

Schematische Kopie nach Gosse (Huds. a. G. 1886), s. bei Fig. 1. Die Ma-Dorne fehlen nicht; sie sind nur durch die von Gosse gezeichnet Corona verdeckt.

entbehren. Die Seite *fh* ist zugleich das zweite Seitenpaar de Siebenecks.

Dessen drittes Seitenpaar schliesst bei *h* und *h'* an und läuf in die mediane Spitze *i* aus, an der die schon erwähnte median Rippe *iz* einsetzt. Ein ungefähr paralleles Rippenpaar *uv* begren das Paar von Carinalen, zusammen mit der Seite *hu* von La 3. S

ungefähr haben DIEFFENBACH und RYLOV die Felderung der *K. serrulata* verstanden und durch je eine unvollkommene Kopie (D. Fig. 430 und R. Fig. 76) nach GOSSE (hier Fig. 2 *a*) dargestellt.

Nun hat aber schon EHRENBERG (1 *a* und *b*) die Rippe *fh* gegen die Mediane vorgewölbt gezeichnet. Es kann kein Zufall sein, dass wir die gleiche Biegung auch bei GOSSE (2 *a* und *c*) und bei LIE-PETTERSEN (3) finden. Das bestätigen meine Keratellen, die die gleiche Wölbung zeigen (4).

Ausserdem aber finde ich bei den spanischen Keratellen oft eine Querrippe, die die beiden Höhepunkte *g* und *g'* der Krümmung *fh* mit einander verbindet, zwar nicht ganz so ausgebildet wie eine normale Rippe, die von Ecke zu Ecke läuft, doch ganz unverkennbar (4 *a*).

Nachdem wir diese rudimentäre Rippe gefunden haben, fällt uns auf GOSSES Profilbild 2 *b* ein Buckel *g'* im zweiten Drittel des Siebenecks auf, der genau so aussieht wie die Buckel *e'* und *c'*, über die die Querrippen vor Me 2 und 1 laufen. Es fehlt auf der Zeichnung nur die Rippe *gg'*, die an der auch hier besonders stark gebogenen Seite *fh* entspringen und den vordern Querrippen parallel auf den Buckel hin laufen müsste [1]. Immerhin beweist der Buckel, dass in irgend einer Form auch bei GOSSES Exemplaren aus England die Rippe *gg'* vorhanden gewesen ist.

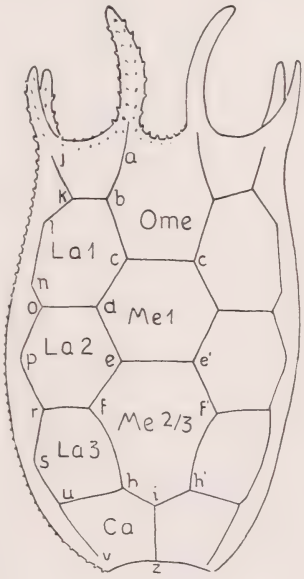


FIG. 3.
Keratella serrulata Ehrbg. (typus).
Schematische Kopie nach LIE-PETTERSEN 1909. s. bei Fig. 1.

Den vollen Beweis aber leistet in überraschender Weise EHRENBERGS Profilbild (Fig. XIII 3, hier 1 *c*), das leider leicht übersehen wird, da es fern von XIII, 1 und 2 neben den Bildern von *A. testudo* steht. Auf dieser ist die sonst rudimentäre Querrippe *gg'* in genau

[1] Auf meiner Kopie als Punktreihe eingezeichnet.

gleicher Art gezeichnet wie alle andern von mir auf dem Schema nachgezeichneten Rippen. Das Siebeneck ist bei dieser *serrulata* verschwunden: es ist zerlegt in das Sechseck Me 2 und das Fünfeck Me 3. Und *fh* verläuft hier nicht mehr gebogen, sondern gebrochen.

Lie-Pettersen endlich hat an seiner typischen *K. serrulata* (Fig. 3) das gewohnte längliche und krummseitige Siebeneck gezeichnet, an seiner „var. *levanderi*" aber in der Dorsalansicht 5 *a* ein kürzeres mit geraden Seiten. Danach liesse sich annehmen, bei seiner Varietät sei das Rudiment der Rippe gar nicht mehr vorhanden.

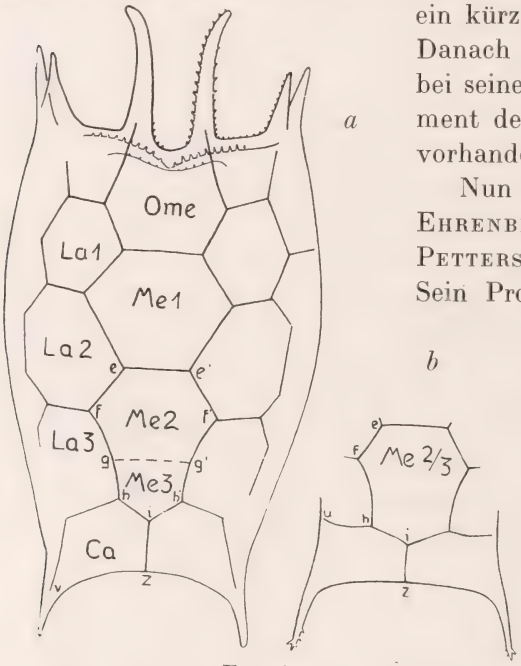


Fig. 4.
Keratella serrulata Ehrbg.
aus dem Lago de Lacillo, zwei verschiedene Formen, s. bei Fig. 1.

Nun aber bereitet uns nach Ehrenberg und Gosse auch Lie-Pettersen eine Überraschung: Sein Profilbild der *K. levanderi* (5 *b*) zeigt wie 1 *c* wieder ein Sechseck Me 2 und ein Fünfeck Me 3. Nur enthält dieses Bild im Gegensatze zu allen andern *serrulata*-Zeichnungen — sie mögen das Rippen-Rudiment andeuten oder nicht — ein Fünfeck, das in der Grösse den übrigen Median- u. Lateralfeldern entspricht. Da La 3, die sonst ein bescheidenes kleines Fünfeck ist, hier als grosses und schlankes Siebeneck erscheint, glaubt man zuerst, einen Lapsus calami vor sich zu haben. Die Zeichnung ist aber, wie die Analyse der Ecken zeigt, in bester Ordnung und beweist mit Fig. 5 *a* zusammen, dass sich bei *K. levanderi* [1], die geschilderte reduktive Variation der medialen Ecke von La 3 und der Querrippe *gg'*

[1] Ich werde in dieser Studie zeigen, dass der *K. serrulata* var. *levanderi* der Rang einer selbständigen Art zukommt.

samt der Verkleinerung der Me 3 von einem Extrem bis zum andern erstreckt.

Es ist kaum begreiflich, dass keiner der drei Autoren, die die rudimentäre Querrippe gezeichnet haben, sie im Texte eines Wortes

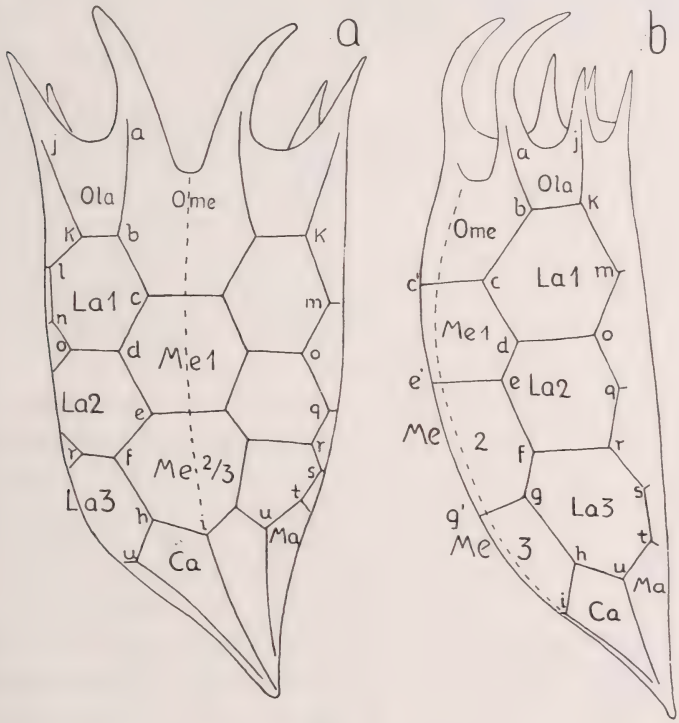


Fig. 5.
Keratella levanderi (Lie-Pettersen) n. n.
Schematische Kopien nach Lie-Pettersen 1909, s. bei Fig. 1.
(dort *Anuraea serrulata* v. *levanderi* genannt).

gewürdigt, und dass auch seither niemand diese nicht nur systematisch wichtige Erscheinung berührt hat, obwohl schon seit Jahrzehnten jedes Feld des Dorsalpanzers einen Namen trägt, also sicher erkennbar sein sollte.

In mancher Hinsicht rätselhaft ist die *Keratella* (6), die J. Wermel variationsstatistisch untersucht hat [1]. Ihr fünfseitiges Mittelfeld und

[1] Rätselhaft ist diese *Keratella* auch, weil die so grosse Genauigkeit beanspruchenden Maasse weder unter sich noch mit der Zeichnung übereinstimmen. Ich zeichne (S. 216) auf Wermels Abbildung eine zweite, die seinen Maass-

ihr caudaler Mediankamm beweisen, dass sie zur *serrulata*-Gruppe gehört. Doch hat das Tier statt sechs nur vier Vorderdorne und statt drei nur zwei Medianfelder. Und zwar sind hier nicht ein Sechseck und ein Fünfeck verschmolzen, sonst wäre, statt des Fünfecks, ein Siebeneck entstanden. Sondern es scheint wirklich eins der drei typischen, ursprünglichen Medianfelder samt dem entsprechenden Paare von Lateralen zu fehlen, wie auch die ganze Marginalenreihe.

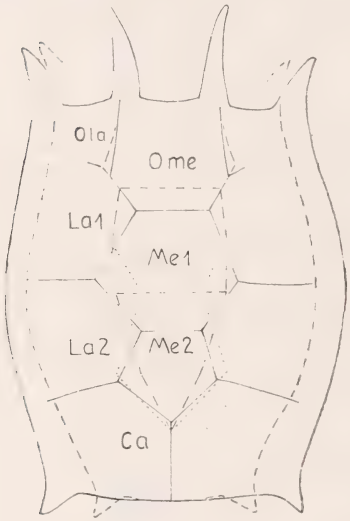


Fig. 6.
Keratella sarmatica n. sp.
Schematische Kopie nach Wermel 1930 (dort *Anuraea aculeata* sv. *cochlearis* var. *serrulata* genannt). Ausgezogene Linien: nach Wermels Zeichnung, unterbrochene (gestrichelte) Linien nach den Mitteln von Wermels Maassen (2 und 5); gepünkelte Linien: dasselbe, doch die beiden letzten Breitenmaasse (C 3 und C 4) vertauscht.

Mit ihrer der Länge und der Breite nach überaus reduzierten Schale nimmt die russische *Keratella* eine ähnliche Stellung ein, wie in der *quadrata*-Gruppe *K. stipitata*. Wie diese hat sie als besondere Art zu gelten. Ich schlage für sie den neuen Namen *Keratella sarmatica* vor. Bis zur Abklärung der genannten Widersprüche müssen wir uns an Wermels Zeichnung halten.

Bisher konnten Dieffenbach (in Brauers Süsswasserfauna) und Rylov (1935) *K. serrulata* im Gegensatze zu *K. quadrata* so beschreiben: „Me 3 fehlt, beide Lateralplatten berühren sich in der Medianlinie". Heute haben wir die *serrulata*-Gruppe etwa so zu kennzeichnen: Das letzte Medianfeld ist meist verkleinert und mit dem vorhergehenden mehr oder weniger verschmolzen. Die Lorica reicht caudal noch mehr oder weniger weit über dieses Feld hinaus und trägt hier eine mediane Rippe, die meist von 2, selten von 4[1] Carinalfeldern flankiert wird. Die *serrulata*-Gruppe gleicht also nach dem vordern Teil der Lorica den Quadraten, nach dem hintern

zahlen entspricht. Da diese aber nicht richtig sein kann, nehme ich an, beim Druck sei C 3 (*gg'*) mit C 4 (*hh'*) verwechselt worden, und setze als drittes das Bild hinein, das sich nach Umtausch dieser Maasse ergibt. Auch so bleiben grosse Unterschiede zwischen der Zeichnung und den Massen unerklärt.

[1] Siehe Seite 221 var. *gossei*, forma bicarinalis!

aber den Cochlearen, im ganzen also weder den einen noch den andern.

Nachdem wir die Frage der Felderung geklärt haben, ist eine neue Stütze gewonnen für die Trennung der *K. serrulata* von *K. quadrata*. Ein so erfahrener Rotatorienkenner wie WESENBERG-LUND hat zudem noch 1930 versichert, dass Übergangsformen zwischen beiden nie gefunden worden sind (p. 136).

Doch wird die Trennung noch sicherer werden, wenn wir auf die weitern Eigentümlichkeiten eingehen.

Sehr stark fällt schon die Verschiedenheit der Gestalt auf. Bei den Quadraten nimmt die Lorica-Breite von vorn nach hinten zu: in der Einschnürung dicht vor dem Ursprung der Hinterdorne übertrifft die Breite die zunächst den Vorderdornen gemessene beträchtlich; bei den Serrulaten dagegen verschmälert sich der Panzer gegen hinten ebenso deutlich. Höchstens bei Quadraten, denen Hinterdorne fehlen, kann dieser Unterschied scheinbar im Stiche lassen, obwohl auch ihr Panzer sich gegen hinten verbreitert. Etwas schlimmer steht es freilich bei den ganz aberranten Kulturprodukten mit konvergenten Hinterdornen.

Dagegen ist der Hinterrand der dorsalen Lorica bei *K. quadrata* sozusagen ausnahmslos konvex (deren grösste Länge liegt in der Mediane). Höchstens zwischen ganz überstarken Hinterdornen kann die Konvexität sozusagen verschwinden. Bei *K. serrulata* jedoch ist der Hinterrand fast [1] immer deutlich konkav, selbst wo die Hinterdorne völlig fehlen. Auf diesen Unterschied hat schon LIE-PETTERSEN hingewiesen [2]. Er gilt freilich nur für die Species *serrulata*, nicht aber für die andern Glieder der Gruppe, die lateral besonders stark reduzierte *K. sarmatica* und die median zu einer Spitze verlängerte *K. levanderi*.

Mehr als zweifelhaft aber scheint mir der Unterschied, den LIE-PETTERSEN in der feinsten Skulptur der Areolen hat sehen wollen. Aus der Fläche heraustretende Höckerchen hat er bei *K. serrulata* und *levanderi* festgestellt, eingesenkte Grübchen dagegen beschreibt er von *K. quadrata*. Die Höckerchen von

---

[1] Von einer scheinbaren Ausnahme (1 c) werde ich auf Seite 221 unter D sprechen.

[2] Auf Seite 79, letztes Alinea des Abschnittes über die Species *serrulata*, wo es leider fast sicher übersehen wird.

K. serrulata bestätigen mit ihren Zeichnungen EHRENBERG, GOSSE und RYLOV (dieser 1935 auf Tafel 9). Doch spricht bei dieser Art GOSSE von „excavations" und zeichnet EHRENBERG Höcker auch bei *A. testudo* = *K. quadrata*. Ich stelle sowohl bei der spanischen *K. serrulata* als bei der Engadiner *K. quadrata* Höckerchen fest.

Die Tendenz jedoch, die richtende und bremsende Wirkung der Vorder- und besonders der Hinterdorne durch spitze Rauhigkeiten (Höckerchen) zu verstärken, die der Art den Namen gegeben hat, scheint wirklich bei *K. serrulata* weit stärker zu sein als bei den andern Keratellen. Der Leser wird die Verbreitung dieser Granulationen, soweit sie bekannt ist, in der Übersicht (p. 225) dargestellt finden.

Das Latenz-Ei, das sich schon bei der Unterscheidung der beiden Formenkreise der *K. quadrata* bewährt hat, wird uns auch für die Kennzeichnung der *K. serrulata* dienen können. Wir stellen die Merkmale der drei Latenz-Eier zusammen, soweit sie bekannt sind:

	ellipsoidisch oder nierenförmig	Länge in μ	Breite in μ	Breite in % der Länge	Hüllen
Keratella serrulata	ell.	90	65	72	fein, hellbraun, mit winzigen Höckerchen
„Tümpel-*quadrata*"	ell.	69	55	80	fest, unregelmässiges Netz langer gebogener Runzeln
„See-*quadrata*"	nier.	76	53/61[1]	70/80	sehr dünn, mit feinsten Rillen

[1] Die erste Zahl bezieht sich jeweils auf die Eindellung, die zweite auf die grösste Ausbiegung.

Das Dauer-Ei von *K. serrulata* ist also viel grösser und beträchtlich schlanker als die der beiden *K. quadrata*. Durch die Ellipsoid-Gestalt entfernt es sich von dem der sogenannten See-*quadrata*, durch die dünne Hülle von dem der Tümpel-*quadrata*, und von beiden durch das Fehlen länglicher Rauhigkeiten (Runzeln oder Rillen).

Gegen den praktischen Wert dieser Merkmale lässt sich zwar einwenden, Latenz-Eier seien oft nicht aufzutreiben; ihr wissen-

schaftlicher Wert aber wird dadurch nicht im geringsten herabgesetzt.

Den wichtigsten Gegensatz zwischen Quadraten und Serrulaten ist der Morphologe zu übersehen geneigt; denn dieser liegt auf dem Gebiete der Biologie. Nach übereinstimmendem Urteil der Kenner, ganz besonders von Lie-Pettersen, Wesenberg-Lund, Wermel und Rylov bewohnt *K. serrulata* die Torfmoospolster und die Moortümpel schwarzbraunen dystrophen Wassers von 3,2 bis 4,5 p_H. Wer sie erbeuten will, drückt das Wasser aus Torfmoosbüscheln. *K. quadrata* dagegen bringt das Planktonnetz aus relativ reinem Wasser kleinerer und grösserer Wasserbecken.

An trennenden Merkmalen gesellen sich also zu den auf S. 216 zusammengefassten Eigentümlichkeiten der Felderung die der Gestalt (gegen hinten nicht verbreitert und Hinterrand konkav), die der „Serrulation", die des Latenz-Eies und die des Vorkommens in Moorwasser. Die meisten, ganz besonders die des Fundortes, gelten erwiesenermassen nicht nur für die Species, sondern für die ganze Gruppe der Serrulaten.

In der Gruppe der Serrulaten unterscheide ich neben der Hauptart *serrulata* die beiden nach sehr verschiedenen Extremen auseinander strebenden *K. sarmatica* n. sp. und *K. levanderi* Lie-Pettersen.

Wie wir schon gesehen haben, ist *K. sarmatica* (Fig. 6) eine ausgesprochene Reduktions-Variante: Nicht nur führt die Reduktion der Länge zur Elimination eines Medianfeldes und des zugeordneten Lateralfelderpaares, sondern die der Breite lässt die Marginalfelder und gar die Marginaldorne verschwinden, erlaubt den Lateralfeldern nicht, sich zu schliessen und führt zur konvexen Gestalt des Hinterrandes.

Noch lehrreicher ist *K. levanderi* (bei Lie-Pettersen *K. serrulata* v. *levanderi*, hier Fig. 5). Die spitze und schiefe Verlängerung ihres hintern Panzerendes ist als Konvergenzerscheinung zu verstehen, die sich in ihrer spitzen Gestalt der *K. cochlearis* nähert, in ihrer asymmetrischen Ausbildung jedoch den *valga*-Formen der *K. quadrata*. Zu homologisieren ist sie jedoch höchstens dem medianen Hinterdorn der *K. cochlearis*, niemals aber den seitlichen Hinterdornen von Quadraten und Serrulaten. Das beweist die schief in die Spitze auslaufende mediane Rippe, die vom Ende der

Me 3 ausgeht. Da bei den übrigen Serrulaten keine Spur einer medianen Verlängerung vorkommt, im Gegenteil eine Tendenz zu medialer Verkürzung stark vorherrscht, muss ich für Lie-Pettersens Varietät den Rang einer selbständigen Species fordern.

Haben wir nun die zwei aberranten Arten der *serrulata*-Gruppe ausgeschieden, so bleibt die zentrale Art übrig, die freilich selbst noch sehr formenreich ist. Im Blick auf die abgetrennten erhalten wir folgende Diagnose für *K. serrulata:* Der dorsale Panzer trägt am Vorderrande immer sechs Dorne; sein Hinterrand ist (fast) immer konkav und geht nie rund in die Seitenränder über, ist vielmehr durch Ecken oder kurze Dorne von diesen getrennt. Von medianen Feldern sind ausser der Occipitalis entweder drei vorhanden, oder die beiden hintern sind mehr oder weniger völlig zu einem Siebeneck verschmolzen. Die lateralen Felder sind meist (oder immer ?) alle völlig geschlossene Vier- bis Siebenecke.

Die Variation im Innern der Species versuche ich durch die Übersicht S. 225 darzustellen. Auf dieser sind für die Objekte, die den einzelnen Forschern vorgelegen haben, die gleichen Ziffern und Buchstaben verwendet, wie für die Zeichnungen, sodass hier die Bilder, der Nachweis (S. 210) und die Tabelle leicht zu Rat gezogen werden können. Damit, wo es erwünscht ist, der Blick sich auch auf die aberranten Species ausweiten könne, sind auch diese in die Tabelle einbezogen, doch durch Kursiv-Druck (*5 a*, *5 b*, *6*) ausgezeichnet. Die Vereinigung der 13 Variationsreihen erlaubt uns, auf die Suche nach Korrelation zu gehen.

Eine solche zeigen überaus klar die Kolumnen A und B, die ich nur zu diesem Zwecke unverschmolzen gelassen habe. Dass die Korrelation nicht bei allen Formen ganz deutlich wird, mag von mangelhafter Beobachtung herrühren.

Starke Variation innerhalb der Species erweist ausser A und B auch Kolumne C. Als Beleg für meine Einteilung lege ich die kleine Tabelle bei. Den sogenannten Carinalquotienten ergibt die mediane Länge Lorica-Vorderrand —*i* (Ecke von Me 3) dividiert durch die Projektion der Carinalfeld-Länge (*hz*) auf die Symmetrielinie. Lassen wir die sich schlecht einfügenden aberranten Arten beiseite, so sondert sich die Reihe in eine starke Gruppe mit kurzer Carinalgegend (5—5,6), der sich mit extrem verkürzter (6,8) eine Aber-

rante anschliesst, dann in eine Gruppe von Zwischengliedern mit mässig kurzem Carinalfeld (um 4) und endlich in eine dritte mit überlanger Carina und ebensolchem Carinalfeld. Diese müssen wir als eigene Varietas ansehen (n. v. *gossei*). Wir sind sogar in Versuchung, sie in eine unicarinale und eine bicarinale zu zerlegen. Denn bei 2 *b*, dem Profilbild, das wir Gosse verdanken, läuft eine sonst unbekannte Rippe vom Punkte *i* (dem Beginne der medianen Carina) caudo-lateralwärts zur Rippe *uv* und teilt den Carinalbezirk in eine vordere (Ca 1) und eine hintere Hälfte (Ca 2). Die Rippe *uv* wird sogar in drei Abschnitte zerlegt, nämlich durch diese neue Rippe und durch eine zweite, die Ma 4 von der neuen Ma 5 trennt. Obwohl diese *forma* sich nicht nur durch diese zwei neuen Rippen, sondern auch durch die ganz ungewohnte Länge von Me $^2/_3$ auszeichnet, möchte ich sie nicht als zweite Varietas an-

Nummer	Name der Art oder Varietät	Carinalquotient	Zahl der Carinalen	Carinalfeld
2 *b*	*K. serr.* var. *gossei* forma *bicarinalis*	1,6	2	sehr stark nach vorn verlängert
5	*K. levanderi*	ca. 2	1	sehr stark nach hinten verlängert
2 *a*	*K. serr.* var. *gossei* forma *unicarinalis*	2,3	1	stark nach vorn verlängert
6	*K. sarmatica*	2,7	1	(Vorderteil der Lorica stark verkürzt)
1 *b*	*K. serr.* (Berlin)	4,0	1	Übergangsformen zwischen langem und kurzem Carinalfeld
2 *c*	„ (England)	4,2	1	
3	*K. serr.* (Norwegen)	5,0	1	
4 *a*	„ (Spanien)	5,1	1	Carinalfeld und Carina stark verkürzt
1 *a*	„ (Berlin)	5,6	1	
4 *b*	*K. serr.* (Spanien)	6,8	1	extrem verkürzt

sehen, gewarnt durch die unmerklichen Übergänge von Formen ohne *gg'* in solche m i t dieser Rippe.

In Kolumne D sondern sich die Vertreter der Art *serrulata* scharf von den andern Arten der Gruppe. Um die scheinbare Ausnahme von 1 *c* zu erklären, liesse sich annehmen, Ehrenberg habe das Rotator schräg von vorne angesehen, sodass die dorsale Wölbung den konvexen Hinterrand vortäuschen musste. Damit würde sich auch die alles Bekannte weit überragende Länge des

medialen Vorderdorns erklären, den man sonst immer auf die transversale Längsebene verkürzt, hier aber ausnahmsweise in seiner wirklichen Länge zu sehen bekommt. Auch die Schattierung des Bildes stützt unsere Annahme.

Wider Erwarten finden wir kaum eine Spur von Korrelation zwischen E und D. Zwischen E und F dagegen zeigt sich recht deutlich die Regel: je länger die Hinterdorne, desto weniger divergent, eine Regel, die für *K. quadrata* nicht gilt.

G und H zeigen alle möglichen Kombinationen der mit der Lorica-Länge verglichenen Projektion des medialen Vorderdorns (siehe oben bei D) und dem sehr stark wechselnden Verhältnis zwischen submedialem (Sm) und marginalem (Ma) Dorn.

In Kolumne J entspricht „klein" einer Lorica-Länge um 150, „mittel" um 225 und „gross" bis 300 μ.

Mit Vorsicht sind die Angaben der letzten Kolonnen zu benützen, soweit sie auf ältern Zeichnungen oder Beschreibungen beruhen. Die Bilder von der Hand Lie-Pettersens halte ich für sehr zuverlässig, und Gosse möchte ich gegenüber einem allzu schroff verallgemeinernden Urteil in Schutz nehmen. Sehr starke Variation zeigen in den zwei letzten Kolonnen sowohl Lie-Pettersens wie meine spanischen Serrulaten.

Alles in allem zeigt die Zusammenstellung, dass die Variation sowohl bei der Species *K. serrulata* wie bei ihrer ganzen Gruppe ähnliche, doch keineswegs die gleichen Wege einschlägt wie bei den Quadraten und den Cochlearen, und dass sie auch ähnliches Ausmass erreichen mag.

Haben wir nun als Systematiker den Formenreichtum der Serrulaten und deren Gegensätze gegenüber den andern Keratellen dargestellt, so dürfen wir vom Standpunkt der Deszendenz aus die Grenzen wieder zu verwischen suchen und den Wegen nachspüren, die zu der Vielfalt der Formen unseres Rotators geführt haben könnten.

K. sarmatica, ein echtes Glied der Serrulaten, hat einen ersten Schritt gegen die wohl höher differenzierten Cochlearen hin getan, indem sie Me 3 unterdrückt und an deren Stelle Me 2 zum Fünfeck reduziert. Wiederholen wir nämlich in Gedanken diesen Schritt noch zweimal, so gelangen wir zu *K. cochlearis* var. *tecta* [1]. Kombinieren wir damit noch die Tendenz zu *K. levanderi*, so erhalten wir den Typus von *cochlearis*.

Kürzer scheint auf den ersten Blick der Weg von den Serrulaten zu

[1] Für einen echten Vorfahren dürfen wir *K. sarmatica* freilich nicht halten, da sie die verschwundenen Marginaldornen usw. als ganz aberrant erweisen.

den Quadraten. Da haben wir uns wieder den Panzer verkürzt zu denken, doch auf Kosten der carinalen statt der medianen Felder, und die Me 3 zum normalen Sechseck ausgewachsen. Ausserdem müsste sich die Lorica hinten verbreitern und ihr Hinterrand sich vorwölben[1].

Durch diese kurze Überlegung hoffe ich gezeigt zu haben, dass die Annahme, *K. serrulata* stehe den Quadraten näher als den Cochlearen — LIE-PETTERSEN und WESENBERG-LUND haben sich für sie ausgesprochen — kaum viel für sich hat.

Licht könnte vielleicht in diese Frage das bisher unbekannte Männchen bringen, da sich ja die Männchen der Quadraten und der Cochlearen beträchtlich unterscheiden.

Was ich mit dieser Studie erreichen möchte, ist erstens, dass in faunistischen Arbeiten *K. serrulata* in Zukunft wieder von *K. quadrata* unterschieden und gesondert aufgeführt werden möchte, was trotz LIE-PETTERSEN, WEBER-MONTET, HARRING und RYLOV noch nicht allgemein geschieht. Zweitens sollte man in Zukunft auf die Variation bei den Serrulaten ebenso eifrig achten, wie mans bisher bei den beiden andern Formenkreisen getan hat. Die erste Bedingung ist freilich, dass man nicht mit Bestimmungsfaunen arbeitet, die nur eine Species und nur eine „Forma" derselben abbildet, und gar eine so aberrante wie die var. *gossei*, was das Erkennen typischer Serrulaten sozusagen ausschliessen müsste.

RÉSUMÉ

Dans le lac de Lacillo, Sierra Seguindera, nord-ouest de l'Espagne (pêche planctique de W. HALBFASS), nous avons trouvé quelques individus de *Keratella serrulata*.

Le genre *Keratella* se compose de trois groupes d'espèces ou sous-genres, dont les espèces-types sont *K. cochlearis*, *K. quadrata* et *K. serrulata*.

Nous rattachons au groupe de *quadrata*, l'espèce-type, *K. stipitata* Ehrbg. et *K. lucksi* n. n. = *curvirostris* Lucks non Ehrbg.

Le groupe de *serrulata* comprend aujourd'hui trois espèces: *K. serrulata* Ehrbg., *K. levanderi* n. n. décrite par LIE-PETTERSEN sous le nom de *A. serrulata* var. *levanderi*, et *K. sarmatica* n. n., mentionnée et figurée par VERMEL sous le nom *A. aculeata* sv. *cochlearis* v. *serrulata*.

---

[1] Aus dieser Reihe fallen freilich diejenigen Quadraten, die hinter Me 3 noch weitere, viereckige Felder aufweisen.

Le meilleur caractère du groupe de *K. serrulata* est la courte crête longitudinale médiane qui se trouve derrière la troisième aréole médiane, qui est pentagonale, mais tend à se souder à la précédente qui est hexagonale. Dans ce cas, les deux forment ensemble un heptagone.

Les autres caractères sont la forme de la lorica rétrécie en arrière (élargie chez *K. quadrata*), le bord postérieur concave de la lorica (convexe chez *K. quadrata*), l'œuf durable, l'habitat (marais à sphaignes) et les granulations fortes de la lorica dorsale, s'étendant aussi sur les épines occipitales et dans les sinuosités entre les épines et parfois même sur les arcs du bord antéro-ventral ainsi que sur les pointes des épines postérieures. L'ancienne espèce *K. serrulata* est fort variable. Une variété représentée par deux figures de Gosse se distingue très bien: nous la nommons var. n. *gossei*.

VARIABILITÄT DER *Keratella serrulata* (UND DER SERRULATA-GRUPPE), Ziffern auf S. 210 erklärt.

A Querrippe *gg'*	B Rippe *fgh*	C Längsrippe u. Carinalfelder	D Hinterer Rand der Lorica	E Hintere Ecken	F Hintere Dorne	G Mediale Vorderdorne	H Seitliche Vorderdorne	J Gesamtlänge der Lorica	K Höckerchen am dorsalen Panzer	L Höckerchen an den Vorderdornen	M Höckerchen in den Buchten	N Höckerchen an weitern Stellen
ausgebildet 1 c . *5 b*	gebrochen 1 c . *5 b*	maximal, zwei Felder 2 b	mit medialem Dorn *5*	fehlen *5*		sehr kurz *6*	Ma[1] fehlt *6*	klein *5*	nur in den Feldern 3 . 4 . *5*	fehlen 2 ac (3 b) *5 b*	fehlen 1 b	
	stark gebogen 2 b	stark verlängert 2 a . *5*	schwach konvex *6* (1 b)	angedeutet 1 b		kurz 2 a . 3	Ma viel < Sm[1] *5 a*					
angedeutet 2 b . 4 a	mittelstark gebogen 1ab . 2a 3 . 4 ab			stumpfe Winkel 2 ab . 3 a		mittel 1 a . 2 a 4 . *5*	Ma wenig < Sm 2c . 3 . *5b*	mittel 2 . 4 . C	auch **an** den Rippen 1 abc	nur an der dorsalen Seite 2b (3b) A.C . *5a*	nur in den lateralen Buchten 4	am Vorderrande der Ventralplatte 1 ab . 4
		mittlere Länge 1b . 2c . *6*	schwach konkav 1 a . 2 a 3 b . 4 b	kurze Dorne 1ac . 2c 3 b . 4 a . *6*	stark divergent *6*		Ma wenig > Sm 2 ab . 4					
unsichtbar 1ab . 2ac 3 . *5 a*	schwach gebogen 2 c				schwach divergent 1 a.2c.4 a	lang 1 c . 2 c						
		kurz 1 a . 2 c 3 . 4								auch an den Rändern 1 abc 3 a . 4	auch in der medianen Bucht 3	ausserdem am Distalteil der Hinterdorne 4
	gerade *5 a*		stark konkav 2c.3a.4a	lange Dorne 4 b	fast parallel 4 b	sehr lang (1 b)	Ma viel > Sm 1 abc	gross B	auch **auf** d. Rippen 2 . A			

[1] Ma und Sm bedeuten marginaler und submedialer Dorn.

Beiträge zur Kenntnis parasitischer Nematoden

XI. Neue parasitische Nematoden.

Von

Hans A. KREIS

Eidg. Gesundheitsamt in Bern.

Mit 6 Textabbildungen.

Seit ungefähr einem Jahr werden am Eidgenössischen Gesundheitsamt in Bern neben Untersuchungen auf menschliche Parasiten regelmässig die Tiere des Tierparkes Dählhölzli in Bern und des Zoologischen Gartens in Basel auf Helminthen untersucht. Ausserdem werden uns regelmässig durch das Veterinär-pathologische Institut der Universität Bern die auf Würmer verdächtigen Organe zur Überprüfung zugestellt. Über die Ergebnisse der Befunde soll an anderer Stelle berichtet werden. In dieser Arbeit wollen wir vier Arten, welche für die Wissenschaft neu sind, beschreiben.

Es handelt sich um folgende Nematoden:

1. *Oxyuris aegocerotos* n. sp., aus dem Steinbock — *Capra ibex* L.
2. *Enterobius sciuri* n. sp., aus dem Eichhörnchen — *Sciurus vulgaris* L.
3. *Hexametra daehlhoelzlii* n. sp., aus der Levanteviper — *Vipera lebetina* L.
4. *Neometastrongylus büchii* n. g. n. sp., aus der Ziege — *Capra hircus* L.

Die letztgenannte Art wurde im Verlaufe der Untersuchungen von Ziegenlungen von unserer Mitarbeiterin, Frl. M. Büchi, gefunden. In jedem Falle war der Nematode mit *Muellerius capil-*

laris (Müller 1889) vergesellschaftet, was das Auffinden des vorliegenden kleinen Helminthen ausserordentlich erschwerte.

Superfamilie: Oxyuroidea Railliet 1916.

Familie: *Oxyuridae* Cobbold 1864.

Unterfamilie: *Oxyurinae* Hall 1916.

Oxyuris aegocerotos n. sp.

(Fig. 1 A—G)

Wirt: *Capra ibex* L., Dünndarm.
Fundort: Zoologischer Garten Basel.
Grösse: ♀ L = 5,0611—6,6263 mm; α = 16,8—17,8; β = 7,5—9,2; γ = 6,84—7,2; vul = 31,2—35,2%.

	ve	oeve	cehe	buve	buhe	vul		an	
♀	—	0,26	3,68	9,53	12,1	33,2	grbr	85,9	= 5,8437 mm
	1.14	1.25	2,06	3,68	4,24	5,42	5,82	2,54	

♂ L = 1,7458—1,9436 mm; α = 18,4—20,5; β = 4,67—5,72; γ = 75,3—81,2.

	ve	oeve	buve	oehe		an	
♂	—	0,81	14,4	19,3	grbr	98,82	= 1,8447 mm
	2,33	4,45	4,83	5,3	5,3	2,28	

Die im Dünndarm eines Steinbockes, der im Januar 1943 im Zoologischen Garten Basel eingegangen ist, vorgefundenen Nematoden unterscheiden sich durch den Bau des weiblichen Vorderendes so auffallend von den Vertretern des Genus *Oxyuris* Rud. 1803, dass es sich zweifellos um eine neue Art handelt. Dazu kommt noch, dass das sehr kleine Männchen ein Vorderende aufweist, welches von dem des Weibchens vollkommen verschieden ist. Es scheint sich hier um eine biologische Eigenart der Species zu handeln. Während das Weibchen als reiner Parasit einen Lippenapparat ausbildet, der zum Ansaugen an die Mucosa der Darmwandung zu dienen hat, liegt die Aufgabe des Männchens allem Anschein nach nur in der Ausübung seiner Geschlechtsfunktionen. Denn der Bau

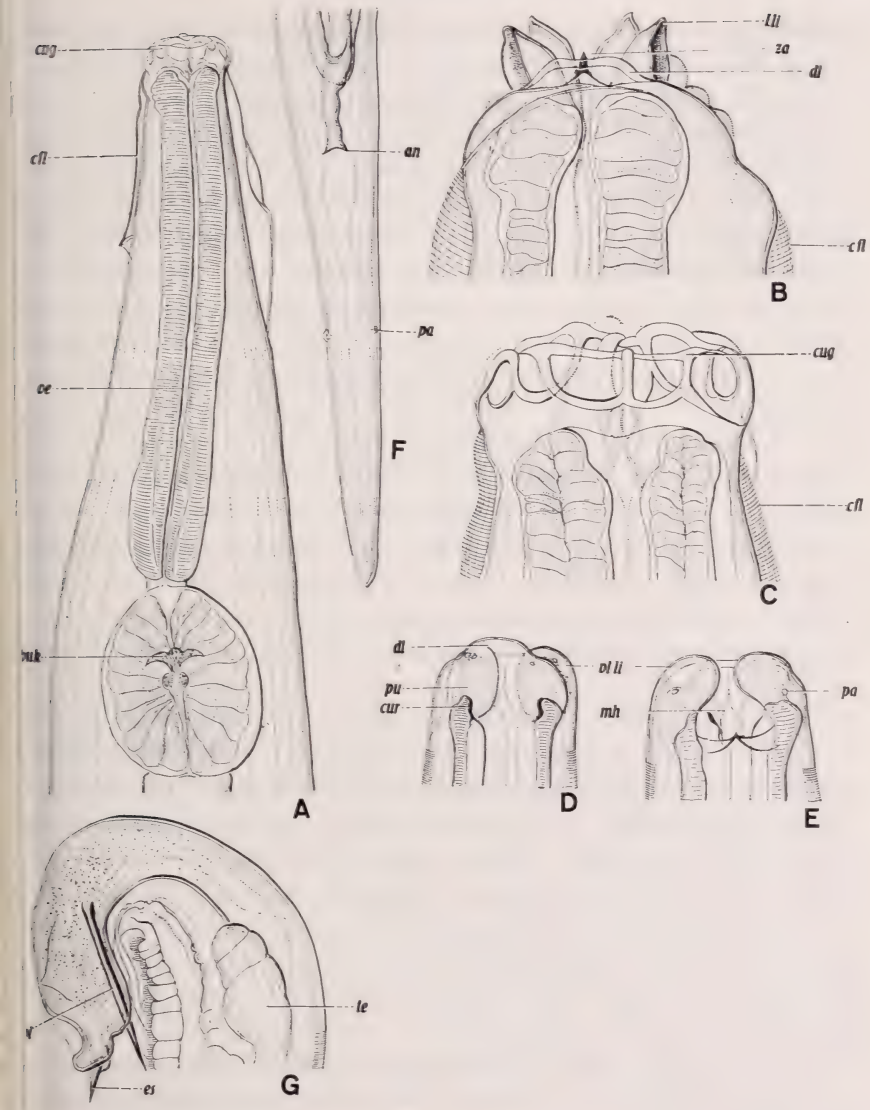


Fig. 1.

Oxyuris aegocerotos n. sp.

A. Vorderende des Weibchens, 400 ×.
B. Vorderende des Weibchens: Dorsalansicht in offenem Zustand, 900 ×.
C. Vorderende des Weibchens: Ventralansicht in geschlossenem Zustand, 900 ×.
D. Vorderende des Männchens: Dorsalansicht, 900 ×.
E. Vorderansicht des Männchens: Ventralansicht, 900 ×.
F. Hinterende des Weibchens, 120 ×.
G. Hinterende des Männchens, 630 ×.

seiner Lippen am Vorderende prädestiniert in keiner Art und Weise dieses Männchen zum Festsaugen an der Darminnenwandung.

Im Jahre 1879 hat von Linstow aus *Myocastor coypus* (Schweifbiber, Südamerika) eine *Oxyuris*-Art: *Oxyuris hamata* beschrieben, die beim Weibchen durch die Ausbildung von hakenförmig gebogenen Lippen — von Linstow vergleicht sie mit den stumpfen Wundhaken des Chirurgen — am Vorderende charakterisiert ist. Daneben besitzt die Art noch einen komplizierten „Mundbecher", auf dessen Struktur aber nicht weiter eingegangen wird. In gewissen Einzelheiten gleicht unsere Art der von von Linstow beschriebenen Form. Doch sind auch hier — sofern die Angaben von von Linstow richtig sind — so grosse Unterschiede vorhanden, dass eine Identität beider Arten nicht in Frage kommt. Ob aber beide Species von *Oxyuris* Rud. als neues Genus abgetrennt werden sollen, wäre noch zu untersuchen. Bei der Betrachtung dieser Nematoden erhält man letzten Endes den Eindruck, dass die Einordnung in die Gattung *Oxyuris* eigentlich etwas erzwungen ist. Da uns aber zu wenig Material vorgelegen hat, erachten wir es für richtiger, auch diesen Parasiten vorläufig noch unter die *Oxyuris*-Arten einzureihen.

Körper: nicht sehr schlank gebaut, am Vorderende gegenüber der grössten Körperbreite beim Weibchen 5 mal, beim Männchen 2½ mal verschmälert. Während das Hinterende des Weibchens relativ lang gezogen wird und spitz endigt, wird es beim Männchen sehr kurz, abgerundet. Breite am Vorderende: ♀ 51—82 μ; ♂ 43—45 μ; am Hinterende der Cervicalflügel: ♀ 107—142 μ; am Vorderende des Bulbus: 215 μ resp. 78—86 μ; am Hinterende des Oesophagus: 249—262 μ resp. 88—94 μ; an der Vulva: 267—368 μ grösste Breite: 284—396 μ resp. 95,5—101 μ und am After 124—176 μ resp. 39—45 μ.

Cuticula: beim Weibchen bis 4 μ, beim Männchen 2—4 μ dick, durchgehend fein geringelt. Während beim Männchen keine Besonderheiten erscheinen, zeigen sich beim Weibchen deutlich ausgebildete Cervicalflügel (Fig. 1 A), ähnlich wie sie bei *Oxyuris tetraptera* (Nitzsch 1821) (vergl. Hall 1916) auftreten. Ihre Länge beträgt durchschnittlich zwei Fünftel des ersten Oesophagusteiles. Wiedie Cuticula, so zeigen auch die Cervicalflügel eine deutliche Ringelung (Fig. 1 B und C).

Vorderende: das Vorderende wird, wie bereits fes-

gestellt worden ist, in den beiden Geschlechtern verschieden ausgebildet.

a) Vorderende des Weibchens (Fig. 1 B und C): ausserordentlich kompliziert gebaut. Im offenen Zustand (Fig. 1 B) zeigt sich, dass eine dorsale und ventrale Lippe vorhanden sind, die bedeutend breiter als hoch werden. Ihre Grösse beträgt 10 : 31 μ. Daneben tritt ein zahnartiges Gebilde auf, das den Eindruck eines Bohrstachels macht und unseres Erachtens nicht als echter Zahn angesprochen werden kann. Es erreicht eine Höhe von 12 μ, hat ein sehr spitzes Vorderende und sitzt distal mit breiter Basis der Mundöffnung auf. Daneben sind vier laterale Lippen vorhanden, die 17,5—19,5 μ hoch werden. Jede Lippe hat eine cuticulare Randverstärkung. In ihrem äussern Bau erinnert die Lippe an eine halbe, steil konstruierte Kuppel, die im Innern hohl ist. Diese laterale Lippenapparatur ist so gebaut, dass jedes einzelne Element als Saugorgan dienen kann, während der zentrale Zahn die Funktion eines Bohrers besitzt.

Im geschlossenen Zustand (Fig. 1 C) bietet das Vorderende einen ganz anderen Anblick dar: es zeigt sich ein kompliziertes Balkengerüst, bestehend aus Quer- und Längsbalken, deren Aufgliederung in die einzelnen Elemente des Lippenapparates ausserordentlichen Schwierigkeiten begegnet. Der als Bohrorgan im offenen Zustand des Vorderendes deutlich sichtbare Zahn wird ins Innere der Mundhöhle verlagert und kann nicht mehr gesehen werden. Eine scharfe Trennung der sechs Lippen von einander ist nicht mehr bemerkbar. Fraglich erscheint auch, ob im Vorderteil der oesophagalen Lumenerweiterung cuticulare Verstärkungen, wie dies z. B. von Linstow (1879) für *Oxyuris hamata* angibt, vorhanden sind. Im geschlossenen Zustand besitzt das Vorderende hinter dem Lippenapparat eine deutliche Einschnürung, welche bei geöffnetem Vorderende, wo alle Organe ausgestreckt werden, nicht vorhanden ist. Ein Seitenorgan fehlt.

b) Vorderende des Männchens (Fig. 1 D und E): gegenüber dem Vorderende des Weibchens ist die Ausbildung beim Männchen recht einfach. Die relativ grosse Dorsallippe (Fig. 1 D) zeichnet sich durch das Vorhandensein von zwei recht kleinen Papillen aus, während die beiden ventrolateralen Lippen nur je eine Papille aufweisen. Dagegen scheinen sie ein pulpaartiges Gebilde einzuschliessen, wie dies bei vielen Ascaroideen der Fall ist.

Die ziemlich breite Mundöffnung führt in eine geräumige Mundhöhle über, welche aber unbewaffnet bleibt. Zu vermerken ist, dass die proximalen Innenränder des Oesophaguslumen einen deutlichen Cuticularring aufweisen. Seitenorgan nicht vorhanden.

Oesophagus (Fig. 1 A): am Vorderende erweitert, um dann nach hinten zylindrisch zu verlaufen. Vor dem Endbulbus ist der Oesophagus stark eingeengt. Der Endbulbus ist sehr gross, länglich oval und zeigt im Innern einen deutlich zweiteiligen Klappenapparat. Während in der Aufsicht sein vorderer Teil breit, flügelartig ist und eine Quermuskulatur besitzt, besteht der hintere Teil aus wulstartigen, aus Längsmuskeln aufgebauten Gebilden. Grösse des Bulbus: ♀ 138—172 : 142—150 μ; ♂ 66,5 : 91,5 μ. Ein Nervenring konnte nicht gesehen werden; ebenso scheint auch die Exkretionsapparatur zu fehlen. Breite am Vorderende: ♀ 78,9—82,4%; ♂ 82,0—82,6%; am Vorderende des Bulbus: 18,9—20,0% resp. 36,3—40,0% und in der Mitte des Bulbus: 58,4—61,1% resp. 71,0—75,6%.

Darmkanal: ohne Besonderheiten. Rectum nicht scharf vom übrigen Darm abgetrennt.

Hinterende (Fig. 1 F und G): beim Weibchen langgezogen, allmählich verschmälert, um terminal in einer konischen Spitze zu enden. Beim Männchen bleibt der Schwanz sehr kurz und weist neben zwei Endlappen, ähnlich wie dies bei *Oxyuris ungula* v. Linstow 1906 der Fall ist, einen Endstachel auf, der 13,5—15,5 μ lang wird.

Weiblicher Geschlechtsapparat: keines der Weibchen ist vollständig entwickelt gewesen. Die am Ende des ersten Körperdrittels gelegene Vulva weist keine besonders stark vorgewölbten Lippen auf. Die Vagina ist stark muskulös. Die Ovarien sind vielfach gewunden und reichen beim grössern Weibchen hinten bis nahe an den After (Fig. 1 F). Eier noch nicht entwickelt gewesen.

Männlicher Geschlechtsapparat (Fig. 1 G): Testis ohne Eigentümlichkeiten. Das Spiculum ist fast gerade, stilettartig, proximal leicht geknöpft und erweitert, distal spitz ausgezogen. Länge: 64,5—76 μ. Gubernaculum fehlt. Papillen irgendwelcher Art nicht vorhanden; ebensowenig tritt ein Velum oder eine Bursa auf.

Verhältnisse am Hinterende: Schwanzlänge: ♀ 5,2—6,15; ♂ 0,66—0,83; Spiculum: 1,65—2,02.

Enterobius sciuri n. sp.

(Fig. 2 A—H)

Wirt: *Sciurus vulgaris* L., Appendix.

Fundort: Bern.

Grösse: ♀ L = 2,1328—2,4252 mm; α = 12,0—16,3; β = 5,39—6,38; γ = 5,85—6,4; vul = 25,4—34,5%.

	ve	kohe	bu_1he	bu_2ve	oehe	vul		an	
♀	—	3,9	13,0	13,6	17,5	29,6	grbr	83,9	= 2,3123 mm
	2,86	3,57	5,12	5,53	6,05	6,42	7,03	2,69	

♂ L = 0,8638—1,209 mm; α = 14,2—17,2; β = 3,6—4,4; γ = 74—124.

	ve	grkb	kohe	bu_1he	bu_2ve	oehe	teve		an	
♂	—	—	6,76	17,1	17,9	24,5	43,3	grbr	98,9	= 1,0692 mm
	3,77	4,8	4,7	4,8	4,98	5,53	5,53	5,83	1,94	

Im Appendix eines Eichhörnchens, das aus der Umgebung der Stadt Bern stammte (Juli 1943), wurden Nematoden vorgefunden, die sich durch ihren Bau als zur Gattung *Enterobius* Leach 1853 gehörig erwiesen. Eine Durchsicht der Literatur über die in *Sciurus* auftretenden Vertreter der *Oxyurinae* zeigt, dass bis heute drei Arten bekannt sind:

1. *Oxyuris acutissima* (Zeder 1800);
2. *Oxyuris sciuri* Hall 1916 nom. nov. für *Oxyuris* spec. Parona 1889;
3. *Oxyuris ungula* v. Linstow 1906.

Was die erste Art von Zeder anbelangt, scheint die Beschreibung sehr mangelhaft zu sein, so dass es als fraglich gelten muss, ob die Species überhaupt aufrecht erhalten werden kann. *Oxyuris sciuri* Hall 1916 fällt von vorne herein ausser Betracht, da das Weibchen — das Männchen ist unbekannt — eine Länge von 17 mm erreicht, d. h. fünfmal grösser wird als unsere Art. Somit verbleibt nur noch die Art von von Linstow: *Oxyuris ungula* (1906). Die Unterschiede zwischen dieser und der vorliegenden Art sollen am Ende der

Speciesdiagnose zusammengestellt werden. Infolge der Kleinheit unseres Nematoden und seines Vorkommens im Blinddarm ist er bisher übersehen worden. Die gleiche Art haben wir in einem Eichhörnchen aus der Umgebung von Bern im November 1943 wieder vorgefunden.

K ö r p e r : langgestreckt, nicht sehr schlank gebaut. Die Verschmälerung des Vorderendes gegenüber der grössten Körperbreite beträgt beim Weibchen knapp ein Drittel, während die Breite des männlichen Vorderendes zwei Drittel der grössten Körperbreite einnimmt. Das Vorderende ist abgerundet; das Hinterende des Weibchens lang gezogen und spitz endend, während das des Männchens sehr kurz abgerundet erscheint. Breite am Vorderende: ♀ 51,5—82 μ; ♂ 39—41 μ; am Hinterende des mittleren Bulbus: 107—163 μ resp. 49—54,5 μ; am Hinterende des Oesophagus: 120—168 μ resp. 56,5—60,5 μ; an der Vulva: 125—172 μ; am Vorderende der Testis: 56,6—60,5 μ; grösste Breite: 138—202 μ resp. 56,5—70 μ und am Anus: 43—77,5 μ resp. 17,5—23,5 μ.

C u t i c u l a : beim Weibchen bis 3 μ, beim Männchen 1—2 μ dick; durchgehend geringelt. Die Ringelung der aufgeblasenen Kopfpartie ist deutlich breiter als die des übrigen Körpers (Fig. 2 A). Die Ringel sind bis in das Terminalende des Tieres sichtbar.

V o r d e r e n d e (Fig. 2 A): das abgerundete Vorderende weist drei flache Lippen auf. Höhe 3—6 μ. Die Cuticula des Kopfes ist stark aufgeblasen und sehr deutlich geringelt. Papillen am Vorderende fehlen; ebenso scheint ein Seitenorgan nicht vorhanden zu sein. Mundhöhle fehlt. Verhältnis Kopflänge : Oesophaguslänge: ♀ 1 : 4—5; ♂ 1 : 3,3—4.

O e s o p h a g u s (Fig. 2 A): der Oesophagus besteht aus zwei Teilen. Der vordere, längere Teil ist nahezu zylindrisch und endet in einen kleinen, aber deutlichen Bulbus, der im Innern ein erweitertes Lumen zeigt. Ein schmales Verbindungsstück leitet zum zweiten Teil des Oesophagus über: dem Endbulbus. Dieser hat eine länglich-elliptische Form und erreicht beim Weibchen eine Grösse von 86—99 : 64,5—82 μ, beim Männchen von 60,5—76 : 41—47 μ. In seinem Innern befindet sich ein deutlicher Klappenapparat. Breite am Vorderende: ♀ 36,8—58,4%; ♂ 42,8—50%; in der Mitte des vorderen Bulbus: 33,3—56% resp. 42,2—68%; Vorderende des hinteren Bulbus: 12,5—16% resp. 13,4—20,6% und in der Mitte des hinteren Bulbus: 47,4—53,6% resp. 75,1—77,4%. Der Nerven-

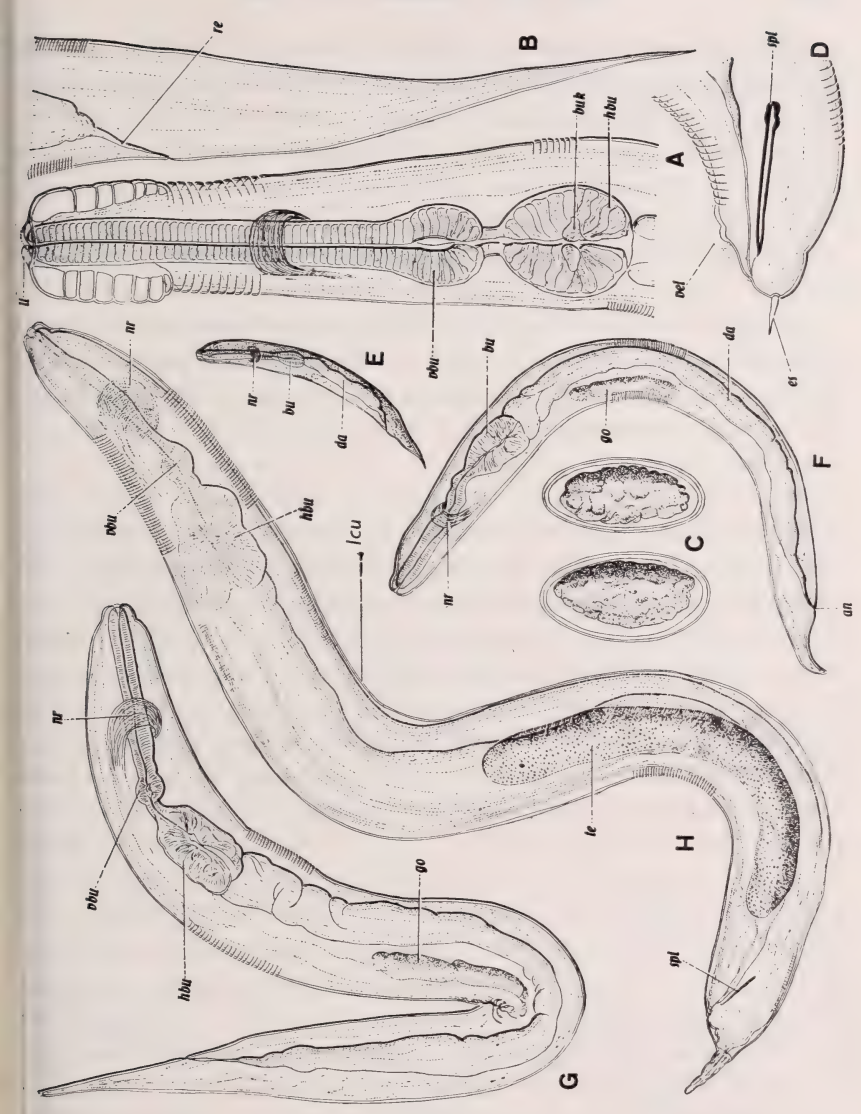


Fig. 2. — *Enterobius sciuri* n. sp.

A. Vorderende des Weibchens, 400 ×.
B. Hinterende des Weibchens, 400 ×.
C. Eier, 900 ×.
D. Hinterende des Männchens, 900 ×.
E. Larve, soeben aus dem Ei ausgeschlüpft, 630 ×.
F. Larve nach der ersten Häutung; erste Anlage der Gonade, 630 ×.
G. Larve nach der dritten Häutung: erste Anlage des mittleren Bulbus, 630 ×.
H. Vierte Häutung: Umbildung der asexuellen Larve zum Männchen, 630 ×.

ring ist nur sehr schwierig zu sehen. Er umgibt den Oesophagus in der Hälfte seines ersten Teiles oder 38,9% der Oesophaguslänge hinter dem Vorderende.

Darmkanal (Fig. 2 B, 2 D): eine Cardia fehlt. Während das Rectum beim Weibchen vom übrigen Darm scharf abgesetzt ist und kürzer als die anale Breite bleibt, geht es beim anderen Geschlecht allmählich in den Darm über und erreicht drei anale Breiten.

Hinterende (Fig. 2 B, 2 D): beim Weibchen an Breite allmählich abnehmend, um in einer feinen Spitze zu enden. Beim Männchen bleibt das Hinterende sehr kurz und wird abgerundet. An seinem Terminalende sitzt ein Endstachel, der 9,8—11,5 μ lang wird.

Weiblicher Geschlechtsapparat: die nicht erhabene Vulva liegt in der Regel vor dem ersten Körperdrittel (25,4—34,5 %). Sie führt in eine sehr muskulöse, dickwandige, nach hinten gerichtete Vagina, die in einen langen Uterus übergeht. An diesen schliessen sich die paarigen Ovidukte, die in den Ovarien enden. Diese reichen beim reifen Weibchen nach vorne bis an das Hinterende des Oesophagus, nach hinten in das Lumen des Schwanzes. Die Eier (Fig. 3 C) haben eine leicht asymmetrische Gestalt und sind bei ihrer Abgabe embryoniert. Sie besitzen eine doppelte Schale; die äussere Schicht bleibt sehr dünn. Auffallend ist, dass die Eier sehr klein bleiben, d. h. 41—52 : 21,5—30 μ (47 : 26 μ).

Männlicher Geschlechtsapparat (Fig. 2 D): Testis weit nach vorne reichend, am Vorderende umgebogen. Das Spiculum ist dolchartig, fast gerade, proximal verdickt, griffartig geformt, distal mit einer scharfen, leicht ventralwärts gebogenen Spitze versehen. Länge des Spiculums: 47—49 μ. Gubernaculum und Papillenbewaffnung fehlen vollkommen. Dagegen erscheint ein schwach ausgebildetes Velum.

Verhältnisse am Hinterende: Schwanzlänge: ♀ 4,7—8,5; ♂ 0,41—0,66; Spiculum 2—2,78.

Über die Entwicklung des Nematoden, welche direkt vor sich geht, können an Hand der Befunde einige Angaben gemacht werden. Ist der Embryo soweit ausgebildet, dass er sich aus der Eihülle befreien kann, so hat er folgende Grössenverhältnisse: L = 181 μ: α = 7,5; β = 3,23; γ = 12,1 (Fig. 2 E). Das Vorderende ist deutlich verengert; der Oesophagus langgestreckt und ohne mittleren

Bulbus, dafür aber mit einem deutlich ausgebildeten Nervenring. Darm und Rectum sind gut entwickelt. Nach der ersten Häutung, der eine gewaltige Streckung des Körpers vorausgegangen ist, erreicht die Larve eine Länge von 413 μ. Die anderen Grössenverhältnisse sind: $\alpha = 10{,}1$; $\beta = 3{,}16$; $\gamma = 21{,}2$ (Fig. 2 F). Die Larve unterscheidet sich von der frisch geschlüpften dadurch, dass man bereits die erste Anlage der Geschlechtsdrüse erkennen kann. Hat die Larve die dritte Häutung durchgemacht, so ähnelt ihr Bau schon recht beträchtlich dem des ausgewachsenen Tieres (Fig. 2 G). Der Oesophagus zeigt bereits die Ausbildung des mittleren Bulbus; das Hinterende wird deutlich in die Länge gezogen. L = 554 μ; $\alpha = 10{,}1$; $\beta = 3{,}8$; $\gamma = 7{,}2$. Auf diesem Stadium scheint auch die Trennung der Geschlechter vor sich zu gehen. Bei einer Larve von 764 μ Länge ist es möglich gewesen, die Umbildung zum Männchen festzuhalten. Im Innern der Larvenhaut sind die Geschlechtsorgane des Männchens bereits deutlich entwickelt. Man erkennt am Hinterende die Ausbildung des Spiculums und das Absetzen des Schwanzes vom Terminalende der Larvenhülle. Ausserdem ist die Testis recht gut entwickelt, wenn sie auch noch nicht mit dem Spicularapparat in Verbindung steht. $\alpha = 19{,}6$; $\beta = 4{,}6$; $\gamma = 20{,}6$.

Wie bereits erwähnt, scheint *Enterobius sciuri* einige Ähnlichkeit mit *Oxyuris ungula* v. Linstow 1906 zu haben. Die Unterschiede zwischen den beiden Arten ergeben sich aus folgender Zusammenstellung:

		Oxyuris ungula v. Linst.	*Enterobius sciuri* n. sp.
Länge	♀	4,5 mm	2,1328—2,4252 mm
	♂	2,12 mm	0,8638—1,209 mm
α	♀	12,8	12,0—16,3
	♂	11,8	14,2—17,2
β	♀	7,5	5,39—6,38
	♂	5,0	3,6—4,4
γ	♀	5,7	5,85—6,4
	♂	22	74—124
Vorderer Bulbus		anscheinend fehlend	vorhanden
Cervicalflügel		vorhanden	fehlend
Schwanzlänge:anale Breite beim ♂		ca. 1,5	0,41—0,66
Eier		120 : 36 μ	41—52 : 21,5—30 μ

Superfamilie: Ascaroidea Railliet und Henry 1914.

Familie: *Ascaridae* Baird 1853.

Unterfamilie: *Ascarinae* (Railliet und Henry 1912) Travassos 1913.

Genus: **Hexametra** Travassos 1919.

Im Jahre 1919 hat Travassos (vergl. Yorke W. and Maplestone, P. A. 1926) für die Vertreter der *Polydelphis*-Arten, welche einen sechsteiligen Uterus aufweisen, das Genus *Hexametra* vorgeschlagen. In seinen Untersuchungen über die *Polydelphis*-Gruppe hat dann Baylis (1920) die Arten eingeteilt in solche mit einem vier- oder einem sechsteiligen Uterus, ohne aber das von Travassos genannte Genus zu gebrauchen. Wir sind der Ansicht, dass die Unterteilung in die beiden Genera sich rechtfertigen lässt, denn ein einfacher Schnitt durch das Weibchen lässt sehr leicht erkennen, ob der Uterus vier- oder sechsteilig ist. Alle Arten mit vierteiligem Uterus gehören daher in das Genus *Polydelphis* Dujardin 1845; alle Arten mit einem sechsteiligen Uterus in das Genus *Hexametra* Travassos 1919.

Typ. Art: *Hexametra boddaërtii* (Baird 1860).

Bereits im Jahre 1939 haben wir eine *Polydelphis*-Art mit einem sechsteiligen Uterus aus der Levante-Otter *(Vipera lebetina)* gemeldet, deren Artzugehörigkeit jedoch offen gelassen worden ist, da uns nur Weibchen vorgelegen haben.

In einer im September 1942 verstorbenen *Vipera lebetina* aus dem Tierpark in Bern konnten die Nematoden wieder gefunden werden und zwar sowohl in weiblichen als auch in männlichen Exemplaren. Obgleich die Tiere viel kleiner sind als die Parasiten aus der Schlange von Milos (♀ L = 63,21—65,94 mm gegenüber 107,3307—121,9638 mm), besteht kein Zweifel, dass es sich um die gleiche Art handelt. Dass die Körperlänge starken Schwankungen unterlegen ist, hat bereits Baylis (1920) hervorgehoben. Sie variiert z. B. bei *Hexametra quadricornis* (Wedl 1862) beim Weibchen zwischen 70 und 155 mm.

Ein Vergleich mit den zu dieser Gruppe gehörenden Arten —

nicht zugänglich ist uns die Beschreibung von *Hexametra hexauterina* (Skrjabin 1916) (vergl. YORKE, W. and MAPLESTONE, P. A. 1926) gewesen — lehrt, dass die vorliegenden Tiere zu keiner der bekannten Formen zu rechnen sind. Von vorne herein fallen für einen Vergleich ausser Betracht:

1. *Hexametra boddaërtii* (Baird 1860), (vergl, BAYLIS 1920) aus der Rennatter — *Drymobius boddaërti* (Westindien). Der Nematode ist durch das Fehlen der labialen Zähnchenreihe charakterisiert.
2. *Hexametra hexametra* (Gedoelst 1916), aus dem Lappenchamäleon — *Chamealeon dilepis* (Tropisch-Afrika).

Die andern drei Arten:

1. *Hexametra quadricornis* (Wedl 1862), aus verschiedenen Schlangenarten;
2. *Hexametra sewelli* (Baylis und Daubney 1922), aus der Eidechsennatter — *Coelopeltis monspessulana* (Mittelmeergebiet) und
3. *Hexametra waterstoni* (Baylis 1920), aus der Springnatter — *Zamenis gemonensis* var. *caspius* (Mittelmeergebiet),

weisen anatomische Eigenarten auf, die bei den vorliegenden Nematoden nicht zu finden sind. So zeigt bei den beiden erstgenannten Arten die Dorsallippe eine Pulpa, die sich durch das Vorhandensein von stark verästelten Vorderlappen charakterisiert, während diese bei unserer Art sehr einfach bleiben. Bei *Hexametra waterstoni* scheinen diese Auswüchse der Pulpa vollständig zu fehlen.

Da wir das Material, bestehend aus Männchen und Weibchen, aus dem Tierpark Dählhölzli in Bern erhalten haben, sollen die Nematoden mit dem Namen *Hexametra daehlhoelzlii* belegt werden.

Die Unterschiede zwischen den verschiedenen Vertretern der Gattung *Hexametra* Travassos 1919 ergeben sich am besten aus einer Bestimmungstabelle:

1 (2) Lippen ohne Zähnchenreihe: *Hexametra boddaërtii* (Baird 1860)

2 (1) Lippen mit Zähnchenreihe.

3 (6) Pulpa der Lippen ungeteilt; Vorderlappen fehlen.

4 (5) ♀ Länge = 68,5—85 mm; β = 22; Vulva vor der Körpermitte; Männchen bekannt. Wirt: *Chamaeleon dilepis* (Belg. Kongo). *Hexametra hexametra* (Gedoelst 1916)

5 (4) ♀ Länge = 110 mm; β = 27; Vulva hinter der Körpermitte; Männchen unbekannt. Wirt: *Zamenis gemonensis* var. *caspius* (Mazedonien) . *Hexametra waterstoni* (Baylis 1920)

6 (3) Pulpa der Lippen mit deutlich ausgebildeten Vorderlappen.

7 (8) Vorderlappen der Pulpa gegabelt, nicht verästelt. Wirt: *Vipera lebetina* (Tierpark Bern u. Milos) *Hexametra daehlhoelzlii* n. sp.

8 (7) Vorderlappen der Pulpa stark verästelt.

9 (10) Pulpa der Dorsallippe mit zweiteiligen, verästelten Vorderlappen. Ventro-laterale Lippen mit je zwei Papillen. Vulva hinter der Körpermitte. Männchen mit 6 Paaren postanaler Papillen. Wirt: *Coelopeltis monspessulana* (Palästina). *Hexametra sewelli* (Baylis und Daubney 1922)

10 (9) Pulpa der Dorsallippe mit vierteiligen, verästelten Vorderlappen. Ventro-laterale Lippen mit je einer Papille. Vulva vor der Körpermitte. Männchen mit 5 Paaren postanaler Papillen. Wirte: *Naja*, *Bitis*, *Pseudapis* und *Crotalus*-Arten (Afrika, Brasilien ?) . *Hexametra quadricornis* (Wedl 1862)

Hexametra daehlhoelzlii n. sp.

(Fig. 3 A—H)

Syn. *Polydelphis (Hexametra)* spec. Kreis 1939.

Wirt: *Vipera lebetina* L., Darmkanal.

Fundort: Tierpark Dählhölzli Bern.

Grösse: ♀ L = 63,21—65,94 mm; α = 64,1—70,1; β = 16,9—18,6; γ = 281—392; vul = 51,6—53,6%.

	ve	oeve	nr	oehe	vul		ovhe	an	
♀	—	0,26	1,07	5,57	52,7	grbr	95,4	99,5	= 64,638 mm
	0,49	0,46	0,7	1,15	1,44	1,49	1,07	0,79	

♂ L = 45,549—52,038 mm; α = 50,4—61,9; β = 13,3—15,1 γ = 310—321.

	ve	oeve	nr	oehe	teve		pa_1	an	
♂	—	0,305	1,48	6,93	62,6	grbr	90,5	99,68	= 48,216 mm
	0,54	0,545	0,79	1,29	1,64	1,83	1,28	0,51	

Körper: langgestreckt, sehr elegant gebaut, am Vorderende gegenüber der grössten Körperbreite beim Weibchen im Durchschnitt dreimal, beim Männchen etwas mehr als dreimal verschmälert. Hinterende abgerundet. Breite am Vorderende: ♀ 294—336 μ; ♂ 252—273 μ; am Vorderende des Oesophagus: 273—315 μ resp. 252—273 μ; am Nervenring: 441—462 μ resp. 357—399 μ; am Hinterende des Oesophagus: 693—799 μ resp. 558—672 μ; am Vorderende der Testis: 576—840 μ; an der Vulva: 903—945 μ; grösste Breite: 924—987 μ resp. 840—903 μ; am Hinterende des Ovariums: 630—735 μ; an der ersten Präanalpapille: 567—651 μ und am After: 462—567 μ resp. 231—273 μ.

Cuticula: beim Weibchen 8,5—13 μ, beim Männchen 13—30 μ dick, sehr fein aber deutlich geringelt.

Vorderende (Fig. 3 A, B): vom übrigen Körper ist das Vorderende durch eine leichte Einschnürung abgesetzt. Es besitzt drei Lippen, zwischen welchen keine Interlabia vorhanden sind. Die Dorsallippe wird relativ hoch und hat einen rechteckigen Umfang. Ihre Grösse ist beim Weibchen 133—194 : 178—200 μ, beim Männchen 129—142 : 163—185 μ. Ausserdem weist sie zwei Papillen auf, die beim Weibchen einen Durchmesser von 21,5—30 μ, beim Männchen von 21,5—28 μ haben. Die Pulpa wird gut entwikkelt. Nach vorne sendet sie deutlich gegabelte, aber nicht verästelte Lappen aus. In der Frontalansicht (Fig. 3 B) erkennt man diese Vorderlappen als dunkler gefärbte Teile der Pulpa. Ausserdem weist die Dorsallippe am Vorderrande eine gut sichtbare Zähnchenreihe auf. Die beiden ventro-lateralen Lippen, die beim Weibchen 137—186 μ, beim Männchen 137—150 μ hoch werden, sind mit nur einer Papille versehen, deren Durchmesser 17,2—30 μ resp. 17,2 μ ist. Die Zähnchenreihe ist recht leicht erkennbar. In der Dorsalansicht (Fig. 3 A) zeigen sich die einzelnen Zähnchen besonders schön. Ein Seitenorgan ist nicht gefunden worden.

Oesophagus: durchschnittlich bleibt die Länge des Oesophagus im Verhältnis zur Körperlänge beim Weibchen etwas hinter der des Männchens. Irgendwelche Eigenarten besitzt er nicht. Vorne ganz wenig erweitert, schwillt der Oesophagus nach hinten ganz allmählich an. Breite am Vorderende: ♀ 84,8—90%; ♂ 84,7—87,6%; am Nervenring: 54,5—59,2% resp. 58,8—63,2% und am Hinterende: 47,4—60,6% resp. 53,2—60,8%. Der weit vorne gelegene Nervenring umgibt den Oesophagus beim Weib-

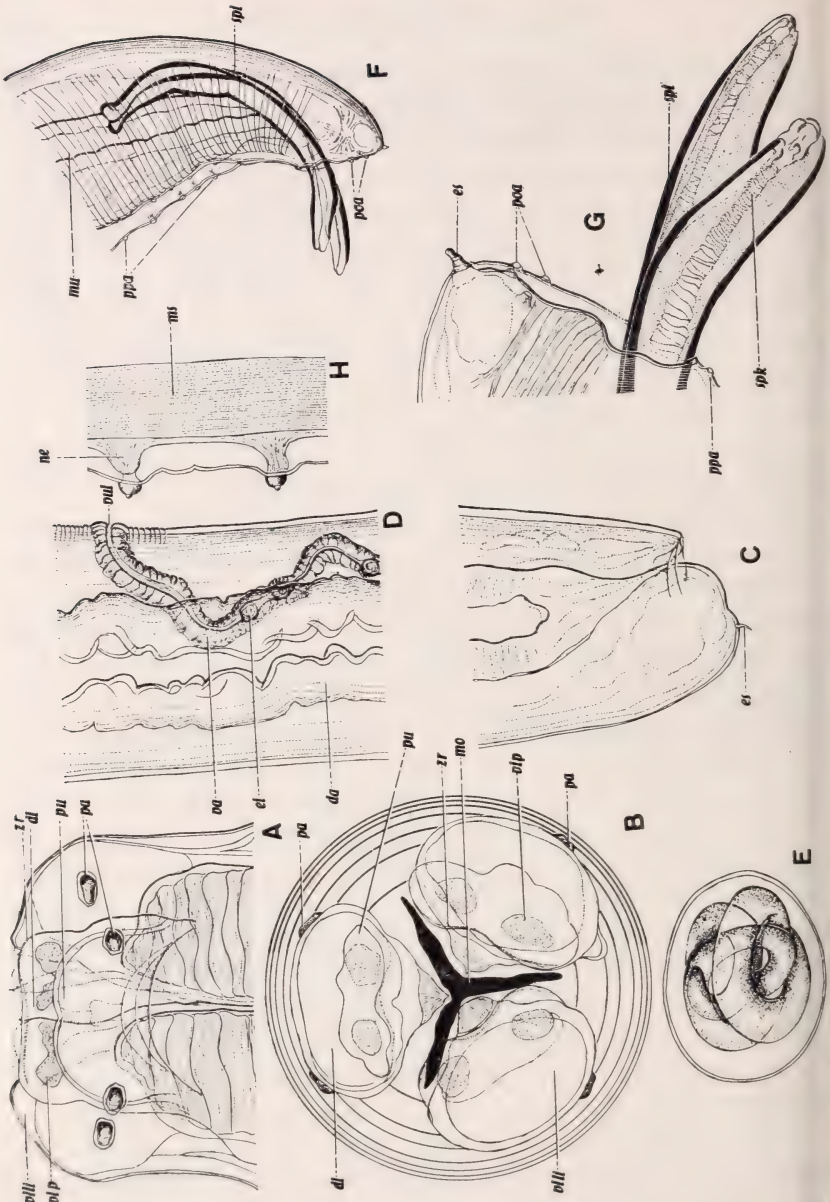


Fig. 3. — *Hexametra daehlhoelzlii* n. sp.

A. Vorderende des Weibchens: Dorsalansicht, 280 ×.
B. Vorderende des Weibchens: Frontalansicht, 280 ×.
C. Hinterende des Weibchens, 80 ×.
D. Anlage der Vulva, 65 ×.
E. Ei, 600 ×.
F. Hinterende des Männchens, 80 ×.
G. Hinterende der Spicula, 280 ×.
H. Anlage der Präanalpapillen, 800 ×.

chen 18,4—20,6%, beim Männchen 17,6—24,5% der oesophagalen Länge hinter dem Vorderende. Cervicalpapillen und Ventraldrüse fehlen.

Darmkanal: ohne Besonderheiten. Rectum kurz, allmählich aus dem Darme hervorgehend, ohne scharf abgesetzt zu sein.

Hinterende (Fig. 3 C, F): bei beiden Geschlechtern sehr kurz, abgerundet, mit einem Endstachel, der beim Weibchen 21,5—34,3 μ, beim Männchen 21,5—30 μ lang wird.

Weiblicher Geschlechtsapparat: die in der Regel hinter der Körpermitte gelegene Vulva zeichnet sich durch schwache Lippen aus (Fig. 3 D). Sie führt in eine sehr muskulöse, langgestreckte Vagina über, die sich nach hinten in eine Eikammer erweitert, von der aus die sechs Uterusäste abzweigen. Die vielfach geschlungenen Ovarien, welche nur in vereinzelten Fällen über die Vulva nach vorne reichen, sind weit nach hinten ausgedehnt. Die ovalen Eier (Fig. 3 E) haben eine dünne Schale und enthalten im Augenblick des Ausstossens einen fertig ausgebildeten Embryo. Grösse der Eier: 73—95 : 43—78 μ (84 : 65,5 μ).

Männlicher Geschlechtsapparat (Fig. 3 F—H): die langgestreckte Testis zeigt keine Besonderheiten. Die beiden gleich langen Spicula sind türkensäbelartig gebogen (Fig. 3 F). Sie erreichen eine Länge von 1,05—1,261 mm. Das Proximalende ist deutlich geknöpft. In der Mitte des Proximalendes entspringt eine innere Verstärkungsleiste, welche am Ende des zweiten Fünftels des Spiculums in seine Dorsalleiste übergeht. Nach dem ersten Fünftel erweitert sich das Spiculum durch Auswölbung seiner Ventralkante, um sich am Ende des zweiten Fünftels wieder zu verengern. Das Distalende der Spicula ist abgerundet. Unter starker Vergrösserung erkennt man, dass das Distalende der Spicula der cuticularen Verstärkung entbehrt (Fig. 3 G) und sehr dünnwandig wird. Im Innern des Spiculums ist ein deutlicher Kanal sichtbar, der nach aussen mündet. Es handelt sich hier um den Ejakulationskanal des Spiculums. Gubernaculum nicht vorhanden. Die anale Papillenbewaffnung setzt sich zusammen aus:

1) präanale Papillen: 65—70 Paare. Jede Papille hat äusserlich die Gestalt einer Kuppel (Fig. 3 H), der ein Hütchen aufgesetzt ist. Sie steht mit einem gut entwickelten Nervenbüschel in Verbindung. Ausserdem ist zu bemerken, dass

die Subcuticula der präanalen Papillenreihe sehr muskulös wird. Das hinterste Präanalpapillenpaar befindet sich direkt vor dem After (Fig. 3 G).

2) postanale Papillen (Fig. 3 G): gegenüber den andern bekannten Arten ist hier die Zahl der Postanalpapillen auf zwei Paare reduziert, die gleich gebaut sind wie die vor dem After gelegenen Papillen.

Verhältnisse am Hinterende: Schwanzlänge: ♀ 0,29—0,46; ♂ 0,61—0,63; Spicula: 4,3—5,5; Entfernung After—erste Präanalpapille: 12—15,5.

Ziehen wir die Masse der Weibchen, welche wir bei *Vipera lebetina* von Milos gefunden haben, in Betracht, so ergeben sich folgende Grössenverhältnisse:

♀ L = 63,21—121,9638 mm; α = 64,1—97,1; β = 16,9—22,9; γ = 281—392; vul = 46,0—53,6%.

	ve	oeve	nr	oehe	vul		ovhe	an	
♀	—	0,21	1,15	5,1	49,5	grbr	95,4	99,6	= 90,021 mm
	0,4	0,4	0,61	0,92	1,19	1,46	0,92	0,66	

Superfamilie: Strongyloidea Weinland 1858.

Familie: *Metastrongylidae* Leiper 1908.

Unterfamilie: *Metastrongylinae* Leiper 1908.

Genus: **Neometastrongylus** n. g.

Der fadenförmige Körper besitzt ein Vorderende, das durch dre papillenlose Lippen charakterisiert ist. Die weibliche Geschlechts öffnung liegt in kurzer Entfernung vor dem After. Uteri paralle Eier bei der Abgabe unsegmentiert. Das männliche Hinterend zeichnet sich durch zwei deutlich von einander verschiedene Spicul aus. Während das linke Spiculum sehr lang wird, ist die Läng des rechten Spiculums beträchtlich kürzer. Gubernaculum un Telamon vorhanden. Bursa copulatrix gut entwickelt. Mittelrippe miteinander verwachsen. Dorsal und ventral je eine Rippe.

Durch den Bau des Spicularapparates unterscheidet sich d Genus von allen bisher bekannten Gattungen von Lungenwürmer Die Ausbildung des sehr langen linken Spiculums stellt den Nem

toden in die Nähe des Genus *Metastrongylus* Molin 1861. Es ist zu bemerken, dass der Nematode vergesellschaftet mit *Muellerius capillaris* (Müller 1889) gefunden worden ist, dass er aber an Grösse stark hinter dieser Art zurückbleibt.

Typ. Art: *Neometastrongylus buechii* n. sp.

Bei der Untersuchung der verschiedenen uns eingesandten Lungen, welche aus Haus- und Wildtieren stammen, hat sich gezeigt, dass noch viele Unklarheiten in bezug auf Struktur der Geschlechtstiere, sowie der der Larven vorhanden sind, sodass ein eingehenderes Studium der einzelnen Arten notwendig ist. In vielen Fällen, wo auf den ersten Blick *Muellerius capillaris* zu sehen gewesen, haben wir nach intensivem Suchen in der gleichen Lunge noch einen zweiten Parasiten gefunden, wie z. B. *Protostrongylus capreoli* Stroh und Schmid 1938 oder *Dictyocaulus*- und *Synthetocaulus*-Arten. Die Erfahrung lehrt auch, dass die Unterscheidung der Larven der einzelnen Arten recht häufig auf Schwierigkeiten stösst, so dass eine Schlussziehung auf eine bestimmte Art von Lungenwürmern auf Grund der Larvenbefunde des öfteren problematisch bleibt, wie z. B. bei *Protostrongylus capreoli* und *Muellerius capillaris*, deren Larven einander zum Verwechseln ähnlich sind. Dazu kommt noch, dass die einzelnen Arten von Lungenwürmern nicht auf eine Tierart beschränkt bleiben, wie man dies anzunehmen geneigt ist (Schmid), sondern dass die Zahl der unspezifischen Parasiten grösser ist als jene der für eine Tierart spezifischen Schmarotzer.

Unsere eigenen Untersuchungen haben eine genaue Überprüfung aller Stadien der Entwicklung der Lungennematoden als notwendig erkennen lassen, so dass wir uns entschlossen haben, eine Arbeit über die anatomisch-morphologischen Eigenarten der Genera und Species der *Metastrongylidae* Leiper 1908 (vergl. Sprehn 1932) zu veröffentlichen. Es soll die Möglichkeit untersucht werden, ob an Hand des Larvenmaterials auf eine Art mit Sicherheit geschlossen werden kann oder nicht, was uns das reichliche Material, welches uns zur Verfügung steht, erlaubt. Wir verzichten daher hier auf einen eingehenderen Vergleich unseres neuen Genus und seiner Art mit den anderen Gattungen der *Metastrongylidae* und beschränken uns auf eine Beschreibung der Artcharaktere des neuen Nematoden.

Neometastrongylus buechii n. g. n. sp.

(Fig. 4—6)

Wirt: *Capra hircus* L., Lunge.

Fundort: Kanton Glarus, Schweiz.

Leider ist es uns nicht gelungen, ganze Tiere zu erhalten. Ihr fadenförmiger Bau und ihre Lage in den Bronchialästen der Lunge erschweren es ausserordentlich, die Würmer unverletzt frei zu bekommen. Aus diesen Gründen ist uns auch eine Längenangabe der Tiere verunmöglicht worden. Wir müssen uns daher vorläufig auf die Beschreibung der wichtigsten Artmerkmale beschränken, aus denen aber recht eindeutig die Verschiedenartigkeiten der Nematoden von den anderen Metastrongyliden hervorgehen.

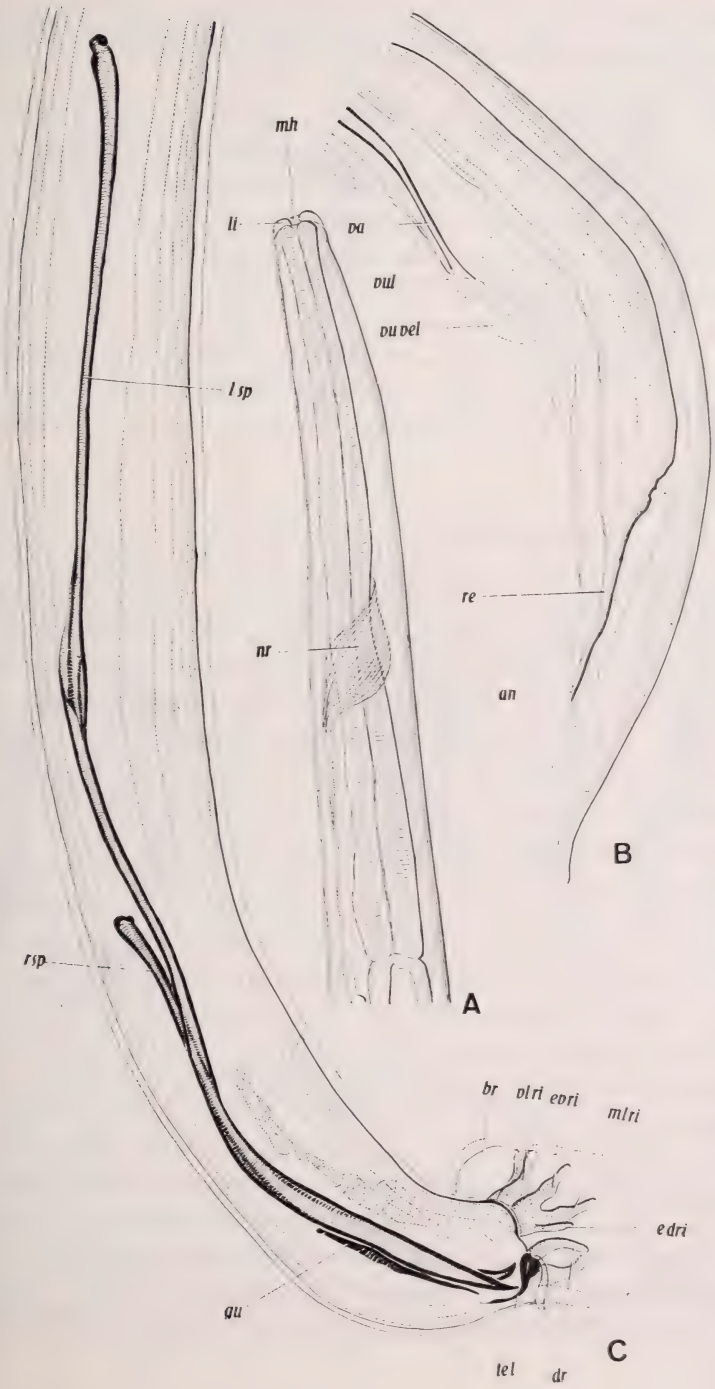
Die Cuticula bleibt sehr dünn und ist nicht geringelt. Das Vorderende beider Geschlechter ist gleich gebaut und ähnelt stark dem von *Metastrongylus* Mol. 1861. Die kurze Mundhöhle (Fig. 4 A) wird anscheinend von den Lippen umschlossen, welche papillenlos sind. Eine Verstärkung irgendwelcher Art der Mundkapsel ist nicht vorhanden. Beim Weibchen beträgt die Breite des Vorderendes 13,5 μ, am Nervenring 27,4 μ und am Hinterende des Oesophagus 31,2 μ. Der Oesophagus erreicht eine Länge von 189 μ und erweitert sich nach hinten nur ganz allmählich. Der recht breite Nervenring umgibt den Oesophagus etwas hinter seiner Mitte (58,8%). Breite des Oesophagus am Vorderende (Weibchen): 71,4%; am Nervenring: 42,8% und am Hinterende: 53%. Ein Vergleich mit den durchschnittlichen Massen des Weibchens von *Muellerius capillaris* am Vorderende zeigt, dass dieser Lungenschmarotzer recht beträchtlich grösser wird: Breite am Vorderende: 43 μ; am Nervenring: 109 μ und am Hinterende des Oesophagus: 121 μ; Lage des Nervenringes: 44,7% der oesophagalen Länge hinter dem Vorderende.

Darmkanal: Rectum deutlich abgesetzt, beim Weibchen ca. 2—2,5 Afterbreiten lang.

Fig. 4.

Neometastrongylus buechii n. g. n. sp.

A. Vorderende des Weibchens, 900 ×.
B. Hinterende des Weibchens, 900 ×.
C. Hinterende des Männchens, 900 ×.


mh
li
va
vul
vu vel
l sp
re
nr
an
B
A
rsp
br
vlri
edri
mlri
edri
gu
C
tel
dr

Hinterende (Fig. 4 B): beim Weibchen kegelförmig kurz, terminal abgerundet, 39—51 μ (42 μ) lang (bei *Muellerius capillaris* 138 μ lang).

Weiblicher Geschlechtsapparat: Vulva weit hinten gelegen (Fig. 4 B), keine Lippen besitzend, dagegen in eine velumartige Hautfalte einmündend. Während diese bei *Muellerius capillaris* sich bis an den After hin erstreckt und einen deutlichen hinteren Auswuchs besitzt, ist sie bei unserer Art nur wenig vorgewölbt und bleibt sehr kurz, d. h. ein Viertel der Entfernung After—Vulva. Die Vulva befindet sich 2,5—2,85 (2,7) Schwanzlänge vor dem After; diese Entfernung beträgt bei *Muellerius capillaris* im Durchchnitt 1,35 Schwanzlängen. Die Vagina hat auffallend stark kutikularisierte Wände. Ovarien langgestreckt, paarig.

Männlicher Geschlechtsapparat (Fig. 4 C): Testis ohne Besonderheiten. Der Spicularapparat ist genustypisch. Die beiden Spicula sind stark von einander verschieden. Das linke Spiculum ist ausserordentlich langgestreckt. Es erreicht eine Länge von 372 μ. Über seine ganze Länge zeigt es eine deutliche Querringelung. Das Proximalende erweitert sich knopfartig. Von hier aus verschmälert sich der Spicularkörper, um in der Mitte auf die doppelte Breite anzuschwellen. In dieser erweiterten Partie endet im Innern die verlängerte Dorsalkante des Spiculums, welche zur Ventralkante fast parallel verläuft. Dorsal wird die Dorsalkante von einer dünnwandigen Umkleidung eingeschlossen, welche dann in die neue dickwandige Dorsalkante übergeht. Ausserdem erkennt man ein lamellöses Verbindungsstück zwischen den beiden Kanten des Spiculums im Innern der Erweiterung; daneben hat die Ventralkante an dieser Stelle noch eine kurze Verstärkungsleiste. Hinter dieser Ausbuchtung verschmälert sich der Spicularkörper wieder, um gegen das ventralwärts gebogene Distalende wieder anzuschwellen. Distalende in einer scharfen Spitze endend. Das rechte Spiculum hat eine Länge von 146 μ, ist proximal leicht geknöpft, distal stark ventralwärts gekrümmt und spitz endend. Das Gubernaculum stellt ein 47 μ langes, schmales Stäbchen dar, das proximal eine knopfartige Bildung besitzt, in der Mitte stark gekerbt wird und distal in eine abgerundeten Spitze ausläuft. Ausserdem ist ein deutliches Telamon vorhanden. Dieses wird fast rechtwinklig abgebogen

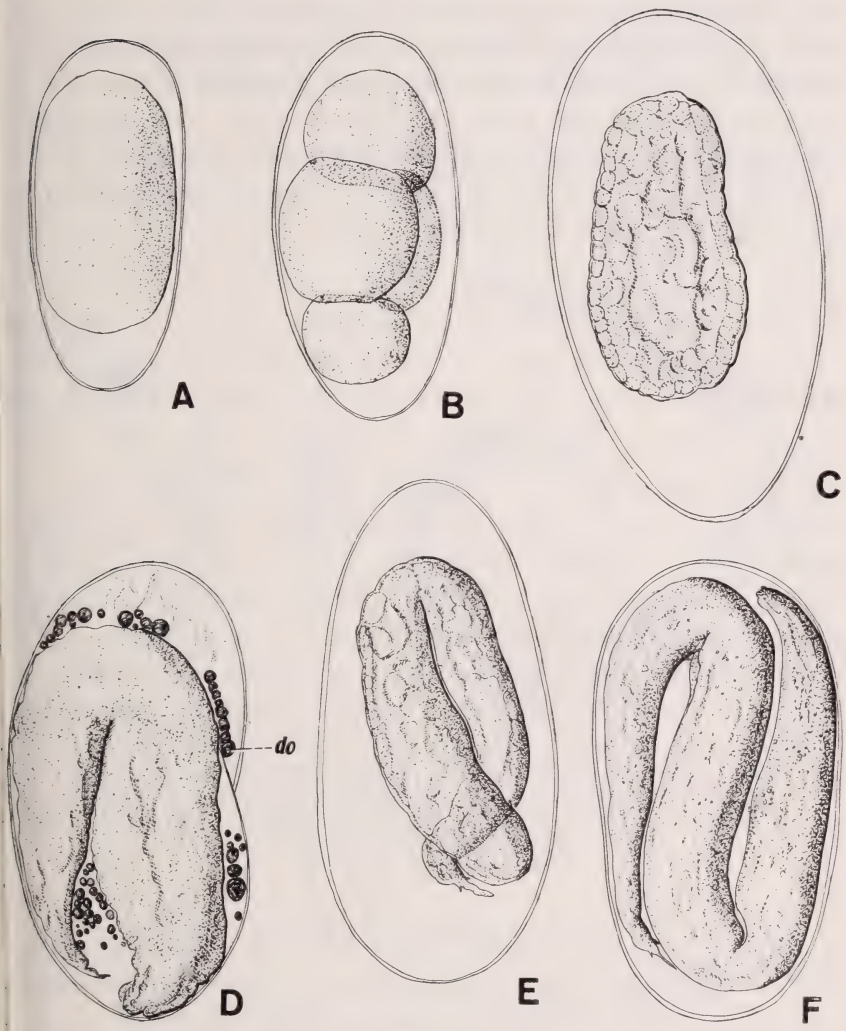


Fig. 5.
Neometastrongylus buechii n. g. n. sp.
A—F. Eier in verschiedenen Entwicklungsstadien, 900 ×.

Sein proximales Ende hat eine feine Spitze, während das Distalende breit keulenförmig endigt. Grösse: 23,5 μ.

Die Bursa ist undeutlich zweiteilig. Ihre Rippen sind recht kurz und erreichen nur z. T. den Aussenrand der Bursa. Gegenüber anderen Metastrongyliden tritt nur eine ventrale Rippe, die

bis zum Bursarand sich ausdehnt, auf. Sie hat eine Länge von 15,5 μ. Die dreiteilige Mittelrippe ist nicht ganz zur Hälfte verwachsen. Die externo-laterale Rippe hat eine Länge von 19,5 μ, die medio-laterale eine solche von 21,5 μ und die externo-dorsolaterale Rippe, welche recht dünn bleibt, eine Länge von 15,5 μ. Die dorsale Rippe, welche 11,7—15,5 μ lang wird, reicht kaum über die Hälfte der Bursabreite.

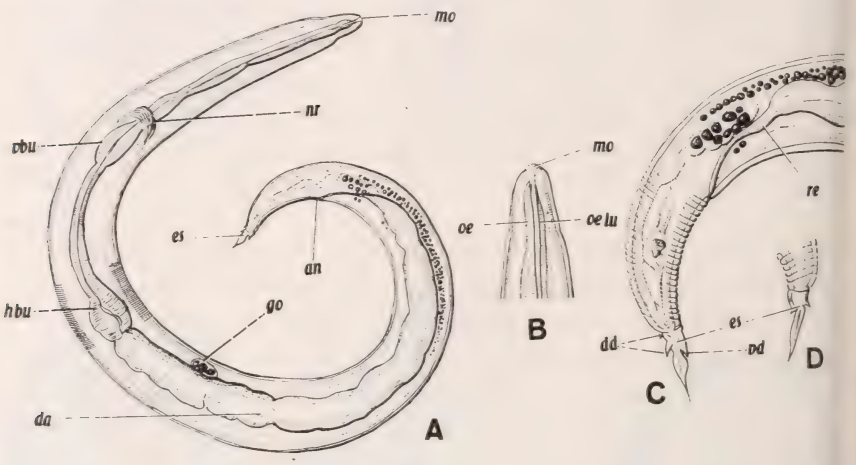


Fig. 6.

Neometastrongylus buechii n. g. n. sp.

A. Larve aus der Lunge, 900 ×.
B. Vorderende der Larve, 1800 ×.
C. Hinterende der Larve, 1800 ×.
D. Endstachel der Larve, 1800 ×.

Verhältnisse am Hinterende: Schwanzlänge: 2,45; Entfernung After—Vulva 5,63; linkes Spiculum 13,3; rechtes Spiculum 5,2; Gubernaculum 1,6; Telamon 0,81.

Sehr schön konnte die Entwicklung des Nematoden vom Ei bis zur ausgebildeten Larve verfolgt werden. Die dünnschaligen, langgestreckten Eier haben eine Grösse von 82—111 : 33—58,5 μ (95,5 : 47,5 μ). Sie werden im Einzellstadium ausgestossen (Fig. 5A) und beginnen sich dann zu teilen. Über das 2- und 4-Zellstadium (Fig. 5 B) wird die Morula erreicht (Fig. 5 C). Nach fortgesetzter Umbildung und Vergrösserung der Larve lässt sich allmählich die Nematodengestalt erkennen (Fig. 5 D). Auf diesem Stadium kann man im Ei noch zahlreiche Dotterkugeln sehen. Je weiter die Um-

bildung geht (Fig. 5 E), desto deutlicher wird die Gestalt der zukünftigen, schlüpfbereiten Larve. Bereits im Ei kann man dann deutlich die einzelnen Teile des Nematodenkörpers erkennen (Fig. 5 F).

Ist die Larve ausgeschlüpft (Fig. 6 A), so hat sie eine Länge welche zwischen 242 + 9,75 μ und 302 + 9,75 μ (im Mittel 273,5 + 9,75 μ) schwankt. Ihre Grössenverhältnisse sind: α = 11,6—17,2 (14,8): β = 1,99—2,41 (2,2); γ = 11,6—14,0 (13,1). Das Vorderende (Fig. 6 B) ist vom übrigen Körper deutlich abgesetzt. Es besitzt eine schwache Andeutung einer Lippenbildung. Die Mundhöhle ist kurz zylindrisch und führt in ein Oesophaguslumen über, das eine cuticulare Wandverstärkung aufweist. Der Oesophagus selbst (Fig. 6 A) ist langgestreckt und hat einen schwachen mittleren und einen deutlichen endständigen Bulbus. Der Nervenring liegt gerade vor dem mittleren Bulbus. Der Darmkanal geht in ein sehr langes Rectum über (Fig. 6 C). Etwas hinter dem Hinterende des Oesophagus ist auf der Ventralseite die Primordialanlage der Gonade zu erkennen, welche anscheinend aus drei Zellen aufgebaut ist. Typisch für die Art ist die Ausbildung des Schwanzanhanges. Während er bei *Muellerius capillaris* einen dorsalen Dorn aufweist, treten hier auf der Dorsalseite zwei Dornen auf, von denen der vordere sehr klein bleibt (Fig. 6 C und D). Daneben erscheint aber gegenüber dem hinteren Dorsaldorn noch ein Ventraldorn. Das Mittelstück des Schwanzanhanges endigt in einer feinen Spitze.

LITERATURVERZEICHNIS

1920. Baylis, H. A. *On the classification of the Ascaridae.* II. *The Ascarids parasitic in Snakes.* Parasitology, XII.

1922. Baylis, H. A. and Daubney, R. *Report on the parasitic Nematodes in the collection of the Zoological Survey of India.* Mem. Ind. Mus., VII.

1916. Gedoelst, L. *Notes sur la faune parasitaire du Congo belge.* Rev. Zool. africaine, 5.

1916. Hall, M. C. *Nematode parasites of Mammals of the orders Rodentia, Lagomorpha, and Hyracoidea.* Proc. U.S. Nat. Mus., 50.

1939. Kreis, H. A. *Beiträge zur Kenntnis parasitischer Nematoden.* IX. *Parasitische Nematoden aus dem Naturhistorischen Museum Basel.* Ztbl. Bakt., I. Abt., 145.

1879. von Linstow, O. *Helminthologische Untersuchungen.* Württemb. naturw. Jhr.hefte.

1906. —— *Ostpreussische Nematoden.* Schrift. d. phys.-ökonom. Gesellsch. Königsberg, 47.

1940. Schmid, F. *Diagnose und Bekämpfung der parasitären Krankheiten unserer Haustiere.* 2. Aufl. Berlin.

1932. Sprehn, C. E. W. *Lehrbuch der Helminthologie.* Berlin.

1938. Stroh, G. und Schmid, F. *Protostrongylus capreoli, n. sp., der häufigste Lungenwurm des Rehes.* Berl. Tierärztl. Wchschr., 9.

1926. Yorke, W. and Maplestone, P. A. *The Nematode parasites of Vertebrates.* London.

ABKÜRZUNGEN

1. *Masse.*

an	=	Anus	oehe	=	Oesophagushinterende
buhe	=	Bulbushinterende	oemi	=	Mitte des Oesophagus
buve	=	Bulbusvorderende	oeve	=	Oesophagusvorderende
cehe	=	Hinterende der Cervicalflügel	ovhe	=	Ovarhinterende
grbr	=	grösste Breite	pa	=	Papille
grkb	=	grösste Kopfbreite	teve	=	Testisvorderende
kohe	=	Hinterende des Kopfes	ve	=	Vorderende
nr	=	Nervenring	vul	=	Vulva

2. *Figuren.*

an	=	Anus	gu	=	Gubernaculum	re	=	Rectum
br	=	Bursa	hbu	=	hinterer Bulbus	rsp	=	rechtes Spiculum
bu	=	Bulbus	lcu	=	larvale Cuticula	spi	=	Spiculum
buk	=	bulbärer Klappenapparat	li	=	Lippe	spk	=	Spicularkanal
			lli	=	Laterallippe	te	=	Testis
cfl	=	Cervicalflügel	lsp	=	linkes Spiculum	tel	=	Telamon
cug	=	Cuticulargerüst	mh	=	Mundhöhle	va	=	Vagina
cur	=	Cuticularring	mlri	=	Medio-lateralrippe	vbu	=	vorderer Bulbus
da	=	Darm				vd	=	Ventraldorn
dd	=	Dorsaldorn	mo	=	Mundöffnung	vel	=	Velum
dl	=	Dorsallippe	ms	=	Muskelschicht	vlli	=	Ventro-lateral-lippe
do	=	Dotterkugel	mu	=	Muskulatur			
dr	=	Dorsalrippe	ne	=	Nerven	vlp	=	Vorderlappen der Pulpa
edri	=	Externo-dorso-lateralrippe	nr	=	Nervenring			
			oe	=	Oesophagus	vlri	=	Ventralrippe
ei	=	Ei	oelu	=	Oesophaguslumen	vul	=	Vulva
es	=	Endstachel	pa	=	Papille	vuve	=	vulvares Velum
evri	=	Externo-ventro-lateralrippe	poa	=	Postanalpapille	za	=	Zahn
			ppa	=	Präanalpapille	zr	=	Zähnchenreihe
go	=	Gonadenanlage	pu	=	Pulpa			

K. W. Verhoeffs System der Siphonophoriden

kritisch betrachtet

von

J. CARL

Muséum d'Histoire naturelle de Genève.

Mit 4 Textfiguren.

Amicus Plato,
sed magis amica veritas.

Vor drei Jahren schon sah ich mich veranlasst, zu K. W. VERHOEFFS Arbeiten über exotische Diplopoden Stellung zu nehmen [1]. Heute wie damals sollen VERHOEFFS wirkliche Verdienste um die Morphologie, Biologie und Entwicklungsgeschichte der Diplopodenklasse ungeschmälert bleiben. Mit um so grösserem Bedauern muss ich nun zum zweiten Mal bei ihm dieselben methodischen und taktischen Arbeitsmängel feststellen, wenn er in die grosse, von ihm erst spät in Angriff genommene Domäne der Systematik und Faunistik der exotischen Diplopoden übergreift. Zu grosse Aufgaben auf Grund ganz unzureichenden Materials und zu geringer persönlicher Vorkenntnisse in Angriff zu nehmen, das ist der ganz allgemeine Vorwurf, den man VERHOEFF'scher Arbeitsweise der letzten Jahre machen muss. Wer aus einer reichen, fremden Tierwelt heraus auf Grund zufälliger Einzelfunde „neue" Sippen beschreibt, vermisst ja das systematisch wichtigste Kriterium der Variation nach Individuen, Alter, Geschlecht, Regionen und Standorten. Derartiges Systematisieren ohne Maasstab und Hintergrund kommt einer mechanisch-analytischen Übertragung von Einzeltatsachen in

[1] J. CARL. *Diplopodenstudien* V. Zool. Anz., Bd. 133, S. 285—295 (1941).

ein hierarchisch eingerichtetes Register, einer Art Buchführung gleich. Der Gipfel der Verwegenheit wird erreicht, wenn auf so schwache taxonomische Begriffe phylogenetische oder paläogeographische Spekulation aufgebaut wird, die ihrerseits, als von einem weltbekannten Spezialisten herrührend, allzuleicht den Weg in Handbücher findet [1]. Die grösste Verantwortung vor der ernsten Wissenschaft wie vor seinen näheren Fachkollegen übernimmt wohl jener, der allen Forderungen der modernen Taxonomie zum Trotz, in Dutzenden mehr oder weniger leicht zugänglicher Zeitschriften, jährlich unzählige, meist monotypische „neue" Gattungen nach dürftigen Artbeschreibungen und unkontrollierten Abbildungen anderer Autoren veröffentlicht. Was kümmert es ihn, dass die Korrektur seiner „Systeme" der Nachwelt die zehnfache Zeit und Mühe kosten wird, als ihre flüchtige Aufstellung von ihm erforderte. Sind nicht die Nomenklaturregeln da, um die Patenschaft zu bezeugen und zu schützen ?

Die Schuld an diesen Methoden soll nicht eine ganze Generation engerer Fachgenossen als stumme Mitläufer zu tragen haben, und darum möge, ungeachtet der Zeitumstände, ein neuerer „Versuch", der die meisten Mängel der früheren in gesteigertem Maasse aufweist, hier kritisch besprochen werden.

Es handelt sich um die Schrift: K. W. Verhoeff, *Versuch eines Siphonophoriden-Systems und geographisch-phylogenetische Beurteilung der Gonopoden* [2]. Der Überschrift nach sollte man zunächst eine zeitgemässe Umgrenzung des Familienbegriffs „Siphonophoriden" erwarten dürfen. Statt dessen wird einfach Silvestris Auffassung [3] von 1896 (!) übernommen, wonach die Familie zwei folgenderweise unterschiedene Gattungen enthalten sollte:

a) Caput rostro brevi; tergita lateribus carinatis
Siphonorhinus Poc. (Typus *S. pallipes* Poc.)

b) Caput rostro attenuato, longo; tergita lateribus non carinatis
Siphonophora Brandt (Typus *S. portoricensis* Brdt.)

---

[1] Wie sich auf diese Weise grobe Irrtümer über ein halbes Jahrhundert erhalten können, habe ich kürzlich erst in meiner Schrift über die *Limacomorpha* (Revue suisse de Zool., T. 49, 1942) gezeigt.

[2] Zoolog. Anzeiger, Bd. 134, S. 212—224, 8. Fig. (1941).

[3] *I Diplopodi*. Parte I: *Sistematica*. Ann. Mus. civ. Genova, Ser. 2, Vol. XVI, 1896.

Von *Siphonorhinus* kennt V. nur „die ganz ungenügende Beschreibung von *S. latus* Silv." (1895), aus Sumatra, von dem in der Tat weder eine Abbildung noch Angaben über die Gonopoden vorhanden sind. Hingegen hätte er von der gleichen Art in Silvestris *Classis Diplopoda*, I. *Anatome*, 1903, S. 53, 55, 56 und Fig. 80 Beschreibung und Abbildung des Gnathochilariums gefunden und ausserdem vom Gattungstypus *S. pallipes* Poc. aus einer meiner Schriften näheres über Körperformen und Gonopoden von *Siphonorhinus* im Vergleich zu *Siphonophora* erfahren können [1]. V. hat beide Veröffentlichungen ignoriert; sie hätten ihn gelehrt, dass *Siphonorhinus* und *Siphonophora* offenbar zwei verschiedenen Familien angehören. Da er sich mit der ersteren Gattung weiter nicht näher befasst, so kommt es bei seinem „Versuch" lediglich auf eine gründliche Aufspaltung der Gattung *Siphonophora* Brdt. an. Er „wundert" sich, dass keiner seiner Kollegen die „so verschiedenen Ausprägungen des Kopfes mit seinem Schnabel generisch verwendet hat". Dies will er nun selbst besorgen und zwar „teils nach der Literatur, teils nach den eigenen Objekten". In bezug auf V's Literatur-Kenntnis habe ich soeben kleine Lücken durchblicken lassen; mit den „eigenen Objekten" sind wohl drei dringend revisionsbedürftige australische Arten gemeint, die V. vor längerer Zeit selbst beschrieb [2].

Es gehört viel Selbstvertrauen dazu, um die Gattung *Siphonophora*, von der bisher über 60 Arten beschrieben wurden, direkt in natürliche Gruppen aufspalten und diesen generischen Wert mit all seinen taxonomischen Folgen geben zu wollen. Gefühlsmässiges Bedürfnis nach Ordnung in einem Gewirr von Namen, oder die subjektive Neigung zum „Aufsplittern" der Gattungen sind natürlich an sich noch keine Rechtfertigung des Unternehmens. Eine solche muss sich aus dem Stoff selbst ergeben und zwar in doppelter Hinsicht:

1) Die Abspaltung setzt einen gewissen Grad und Modus morphologischer Differenzierung und korrelativer Entwicklung mehrerer Merkmale voraus.

2) Sie muss über sorgfältige, mehr oder weniger auf einander

---

[1] J. Carl. *Sur quelques Colobognathes du Muséum de Genève.* Revue suisse de Zool., Vol. 20, 1912.

[2] Arkiv för Zoology, Bd. 16, Nr. 5, 1924.

abgestimmte Artbeschreibungen beider Geschlechter und Abbildungen der taxonomisch wichtigeren Merkmale, namentlich der Gonopoden, verfügen oder auf dem Revisionswege dazu gelangen können.

Beide Voraussetzungen sind bei *Siphonophora* Brdt. in sehr geringem Grade erfüllt. Wie bei den Colobognathen überhaupt, so ist die äussere Körpergestalt auch hier schwach differenziert oder wegen vielfacher Abstufungen zur Abgrenzung scharfer Gruppen ungeeignet. Die Segmentzahl bewegt sich auch bei den Männchen, wo das Adultstadium allein mit Sicherheit festzustellen ist, innerhalb ziemlich weiter artlicher, und individueller Grenzen. Die verschiedene Ausprägung des „Kopfes mit seinem Schnabel" auf die V. so grossen generischen Wert legen möchte, ist auch von den älteren Autoren (Saussure und Humbert, Pocock) und von den neueren erst recht beachtet worden; ihr sind die meisten Abbildungen gewidmet, weil sie auf beide Geschlechter zutrifft und in erster Linie zum Erkennen der Art dienen soll, während sie als Grundlage für weitere Abstraktion gerade wegen der vielen Übergänge und der seltenen Korrelation mit andern ebenso sinnfälligen Merkmalen, wie Behaarung, Länge der Antennen, Gonopoden usw. wenig Anwendung finden kann, es sei denn, dass man von vornherein auf monotypische Gattungen ausgehen wolle. Von der individuellen Variation oder den Gestaltsänderungen nach Alter und Geschlecht weiss man erst recht nichts sicheres. Beim Typus der Gattung, *S. portoricensis* Pet. zum Beispiel, wollen Cook und Loomis [1] an Originalexemplaren einen Unterschied der relativen Schnabellänge zwischen dem ♂ und „dem grössten" festgestellt haben.

Siphonophora steht bezüglich der Schwierigkeit einer natürlichen Gruppierung der Arten unter den Diplopoden nicht allein da. Ich bin ihr u. a. bei der indischen Pachyboliden-Gattung *Aulacobolus* Poc. begegnet und habe mich darüber folgenderweise geäussert [1]: „*Aulacobolus* ist bemerkenswert durch die gleichzeitig scharfe Ausprägung des Gattungstypus und die starke Verwicklung der Artmerkmale, was auf ein hohes Alter der Gattung, weitgediehene spezifische Differenzierung hinweist und gleichzeitig die Schwierigkeit erklärt, unter den 11 bekann

[1] Proc. U.S. Nat. Mus., Vol. 72, Art. 18, p. 8, 1928.
[2] J. Carl. *Diplopoden aus Südindien und Ceylon*, 2. Teil. Revue suisse de Zool., T. 48, S. 612—615, 1941.

ten Arten natürliche Gruppen zu unterscheiden. Selbst eine Gruppierung nach einzelnen auffallenden Merkmalen ist infolge der Übergänge recht schwierig, dürfte aber doch der richtige Weg sein, um allmählich zur Einsicht in die Verwandtschaftsverhältnisse der Arten zu gelangen. Sie mag daher versucht werden, insoweit die Genauigkeit der Beschreibungen das Einordnen der Arten erlaubt." (Es folgen getrennte Gruppierungsversuche nach fünf verschiedenen Merkmalen, ohne Einführung irgend eines neuen Gattungsnamens.)

Bei *Siphonophora*, wo die Artenzahl bedeutend grösser und die taxonomische Grundlage noch mangelhafter war, hätte man sich vorläufig mit ähnlicher Vorarbeit begnügen sollen. Attems, der die Gattung wohl am besten kennt, hat seit 1930 wiederholt die Schwierigkeit betont, selbst die nur einigermassen auch nach ♂ kenntlich beschriebenen Arten — heute sind es etwa zwei Dutzend, neben zweimal so vielen unbrauchbaren — in Gruppen zu ordnen [1]. Von einer subgenerischen oder gar generischen Taufe dieser Gruppen hat er mit dem ihm eigenen Sinn für Systematik wohlweislich abgesehen und dafür wertvolle Hinweise auf den Wert der Gonopoden und der sonstigen äusseren Morphologie für die Artunterscheidung gegeben, gleichzeitig aber auch auf die Unsicherheit vieler Angaben aufmerksam gemacht und zur Vorsicht gegenüber den Zeichnungen gewisser Autoren gemahnt. Einen ersten Gruppierungsversuch gab er 1930, *bis*,[2] S. 176-177. Später (1938) [3] versuchte er, die indomalaiischen Arten, von denen er eben vier in mustergültiger Weise beschrieben und einander synoptisch gegenübergestellt hatte, nach den Gonopoden auf drei Gruppen zu verteilen [4]. Von irgend einer Gruppenbenennung hat er wiederum abgesehen und damit deutlich genug gesagt, dass er die Zeit dafür nicht gekommen erachte.

Mit bezug auf die Gonopoden hat er seine Vorsicht schon 1930 (S. 150) folgendermassen begründet: „Die Gliederung beider Gonopodenpaare ist meist etwas undeutlich; die äusserst zarte Wandung der winzigen Gonopoden lässt die Segmentierung nicht immer klar hervortreten; andrerseits werden oft Segmentgrenzen vorge-

---

[1] Mitteil. aus dem Zool. Museum Berlin, Bd. 16, 1. Heft, 1930.
[2] Archiv für Hydrobiol., Suppl. Bd. VIII (hier zitiert als 1930, *bis*).
[3] Mem. Mus. Nat. d'Hist. nat. (n. s.), T. VI, Fasc. 2, 1938.
[4] In diese Übersicht konnte er bezeichnenderweise gerade die drei von Verhoeff (1924) beschriebenen australischen Arten „wegen der Undeutlichkeit der winzigen Abbildungen" nicht aufnehmen.

täuscht, wo in Wirklichkeit keine sind... Bei einem Vergleich der verschiedenen Angaben muss man daher immer mit der Unsicherheit rechnen, ob diese Angaben auch richtig sind."

VERHOEFF hätte diese Mahnung umsomehr beherzigen sollen, als er selber bei *Polyzonium* vergleichend-morphologisch feststellen konnte, dass die Gliederzahl der Gonopoden von dem nach der Art variierenden Deutlichkeitsgrad des zweiten Gliedes abhängt, für die Gattung also auf fünf oder sechs festzusetzen ist [1].

Eine Revision in diesem Punkte wäre für viele, besonders amerikanische Arten höchst notwendig, da ihre Gonopoden etwas schematisch abgebildet, aber nicht beschrieben sind. Auch bei *Siphonophora* ist die Unsicherheit im basalen Teil zu suchen, wo die Gonopoden mehr oder weniger scharf nach vorn umbiegen. Wo die Abbildungen die ungewöhnliche Gliederzahl 7 aufweisen (*S. barberi* Chamb., *pearsi* Chamb.), ist natürlich grosses Misstrauen am Platz. Und wie soll man den Fall von *S. lineata* Pet. emm. Bröl.[2] entscheiden, von deren Gonopoden beider Paare BRÖLEMANN schreibt: „elles sont composées de 7 articles", dagegen nur ihrer 6 abbildet und näher beschreibt ? VERHOEFF ist diese auch phylogenetisch interessante Art ganz entgangen.

Nicht sicherer als die Gliederung der Gonopoden sind ihre Gestalt und ihr Differenzierungsgrad bekannt. Zur Gruppierung der Arten ist die Ausbildung der Endglieder und der Samenrinne erst in ganz bescheidenem Maasse durch ATTEMS verwendet worden, weil die meisten Beschreibungen dafür zu wenig deutlich sind; da steht künftiger Revision und Neubeschreibung noch ein grosses Arbeitsfeld offen. Man wende nicht ein, dass in dieser Familie die Gonopoden systematisch weniger wichtig seien, weil sie vom Typus der Laufbeine am wenigsten abweichen. Wurde man sich bei den Telopoden der Glomeriden ihres taxonomischen Wertes nicht erst gewahr, als die Entdeckung neuer Formen und die Vertiefung der Analyse die Mannigfaltigkeit der Differenzierung auch dieser Organe bis in ihre Einzelheiten erschloss ? VERHOEFF, der so viel zur Kenntnis der Glomeriden beigetragen hat, wird mir hier wohl beistimmen.

---

[1] Arch. f. Naturg., Jahrg. 1898, Bd. 1, Heft 2, S. 167.
[2] Ann. Soc. ent. de France, LXVII, p. 303-306, pl. 27, fig. 154-163; 1898.

Einsicht in die grossen Lücken und Schwächen der Voraussetzungen und nicht Unkenntnis der tatsächlichen Verhältnisse ist es, was VERHOEFF's Kollegen zur Vorsicht und Skepsis veranlasst hat. An ihnen ist es nun, sich zu „wundern", dass VERHOEFF mit jugendlichem Ungestüm auf so schwacher Grundlage uns ein „erstes" System der Siphonophoriden — die Qualifikation „Versuch" wird schliesslich fallen gelassen — zu schenken wagt, das auf der Gattung *Siphonophora* Brdt. 5 Subfamilien (!) mit 14 neuen, meist monotypischen Gattungen (!) aufrichtet. Zur Darstellung dieses Riesenbaues wird die „Schlüssel"-Form — besser, analytische Tabelle — angewandt und dieser VERHOEFF so beliebte Modus den Kollegen zur Nachahmung angelegentlichst empfohlen. Den praktischen Nutzen der „Schlüssel" als Vorarbeit für vorläufige Gruppierung der Arten, gleichsam als Prüfsteine, wird niemand bestreiten [1]. Ausserdem sind „Schlüssel" im Anschluss an nach allen Regeln der exakten naturwissenschaftlichen Beschreibung und Illustration durchgeführten Studien [2] sehr begehrenswert. Auf keinen Fall aber ist diese Darstellung da angezeigt oder genügend, wo es sich um die erste Einführung einer Flut neuer, mit Namengebung und Prioritätsanspruch verbundener Art-, Gattungs- oder Familienbegriffe handelt. Haben solche dem Autor überhaupt klar vorgeschwebt, so können sie am wenigsten im „Schlüssel" auch klar mitgeteilt werden. Dem „Splitterer" passt der „Schlüssel" allerdings, insofern er an sich schon durch seinen dichotomischen Bau die grenzenlose Aufspaltung in monotypische Einheiten begünstigt, die meist nichts anderes als willkürlich promovierte Arten darstellen. Dagegen kann ein „Schlüssel" seiner Struktur gemäss niemals die ganze Charakteristik einer Gattung mitteilen, sondern nur jene Merkmale, die dem Bedürfnis der Gegenüberstellung entsprechen und diese noch in so zerstreuter und zerstückelter Form, dass sie nur mühsam und rückschreitend aus der Tabelle herausgepflückt werden müssen. Was der Autor des Systems etwa an Mühe und Zeit erspart, verliert der Benützer an der Klarheit und Vollständigkeit der Begriffe. Aus der Beliebheit der „Schlüssel" und dem ihnen anhaftenden Schein technischer Genauigkeit erklärt es sich wohl auch, dass viele sachliche Irrtümer in dieser knappen Form am längsten weiterleben und unkritische Arbeitsweise dem nicht mit dem Stoff Vertrauten verborgen bleibt.

Es würde viel zu weit führen, in jedem einzelnen Fall die Berechtigung der neuen Gattungs- und Subfamiliennamen zu besprechen, die VERHOEFF, ohne jede persönliche Revisionsarbeit zu leisten, wie so viele Wechsel auf lange Frist in Lauf gesetzt hat. Um diesen überhaupt einen Schein von Halt und Schärfe zu geben, ist er genötigt, die ihm wohlbekannten Schwächen und Unzuver-

---

[1] Vgl. J. CARL, 1941, S. 613—615, für *Aulacobolus*.
[2] Vgl. C. ATTEMS, 1938, S. 320, für malayische *Siphonophora*-Arten.

lässigkeiten der Grundlage zu übersehen und Merkmalen generischen Wert zu geben, die noch nicht einmal als Artcharaktere sichergestellt sind. Die meisten Arten sind eben erst einmal gefunden, somit nie kritisch besprochen, noch wiederbeschrieben worden. Eine erste Artbeschreibung wird von modernen Systematikern mit Recht gewissermassen als einen Vorschlag oder eine Hypothese betrachtet. Zu den am schwierigsten nach Form und Maassen zu fassenden Artmerkmalen der Siphonophoriden gehört der Begriff „Kopf mit dem Schnabel". Aus dem Längenverhältnis beider Teile, an Abbildungen gemessen (!), werden nun generische Werte abgeleitet. Ist diese Analyse erschöpft, so müssen die Abbildungen der Antennen und der Gonopoden mit Maassverhältnissen und Gliederzahlen, vor denen doch (s. oben, S. 257, 258) schon so eindringlich gewarnt worden ist, herhalten.

Trotz diesem allgemeinen Mangel an taxonomischer Kritik ist die generische Abtrennung dieser oder jener Art doch begründet. Das gilt von der neuen Gattung *Indozonium* für eine morphologisch bisher bei *Siphonophora* isoliert stehende Art aus Flores (*S. pellita* Att.). Wie schade, dass es sich hierbei offenbar gar nicht um eine Siphonophoride handelt! Wenn V., wie schon einleitend bemerkt wurde, unsere Kenntnis der Gattung *Siphonorhinus* Poc. (emmend. Silv. 1903, Carl 1912) etwas weiter als bis 1896 verfolgt hätte, so würde er wahrscheinlich in *S. pellita* nach der Form des Kopfes, der Antennen und der Gonopoden einen nahen Verwandten obiger Gattung vermutet haben. Von *pellita* Att. selber sind zwar die ausschlaggebenden Mundwerkzeuge allerdings nicht bekannt; doch lässt sich nach der Form des schnabellosen Kopfes auf ein demjenigen von *Siphonorhinus* ähnliches Gnathochilarium, keineswegs aber auf die für die Siphonophoriden typische „Suctorien"-Form der Mundwerkzeuge schliessen. Dass dies auch für *S. coniceps* Att. gelten mag, ist richtig; warum aber nicht auch für die Schwesterart *S. cingulata* Att.? Für habituell ähnliche Formen, ohne „Schnabel", wie *Kleruchus* Att. 1938 und *Teratognathus* Att. 1938 (= *Siphonorhinus* Poc. sec. Carl 1941, S. 572/73) ist die Zugehörigkeit zu den Platydesmiden schon durch ihren Autor erkannt worden. Ob die Subfamilie der *Indozoniinae* sich auch im neuen Rahmen der Gattung wird halten können, ist wiederum eine andere Frage.

Dass eine forcierte morphologische Analyse an sich schon die Auffassung eines Organs wie eines Organismus als ein Ganzes ausserordentlich erschweren muss, leuchtet ohne weiteres ein. Kommt noch unkritisches Lesen und Deuten weder erklärter noch kontrollierter Abbildungen oder gar vollständiges Übersehen derselben hinzu, so endet das Abenteuer in der Verwirrung und im Verlust der wichtigsten Zusammenhänge. Hieher gehört der krasse Fall zweier Arten aus Kolumbien, der *S. gracilicornis* Carl 1914 und der *S. pearsei* Chamb. 1923 [1]. Von letzterer Art sagt Chamberlin,

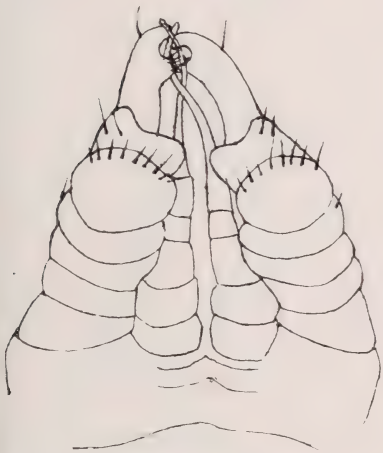


Fig. 1.
Siphonophora pearsei Chamb. ♂.
Gonopoden, von hinten (nach Chamberlin 1923, Pl. II, Fig. 12.

Fig. 2.
Siphonophora gracilicornis Carl ♂.
Gonopoden, von hinten (nach Carl 1914, Fig. 20.

der sonst nicht vergleichend beschreibt, ganz ausnahmsweise folgendes: „This species approaches *S. gracilicornis* Carl... in form of head, pleurites etc. but is readily distinguished by the details of the male gonopods.“ Die hier in Figuren 1 und 2 nach den Urabbildungen der Autoren wiedergegebenen Gonopodenpaare beider Arten zeigen in der Tat für jeden unvoreingenommenen und nur einigermassen geübten Beurteiler eine ausserordentlich weitgehende Übereinstimmung, die umsomehr auffällt, als hier die vorderen Gonopoden eine sehr originelle, allen andern *Siphonophora*-Arten

[1] Occ. Papers Mus. Zool. Univ. Michigan, N° 133, pl. I-XXX.

entgegengesetzte Entwicklungsrichtung eingeschlagen haben. An Stelle der oft weitgehenden Reduktion und Verwachsung der Endglieder fällt hier gerade deren starke Ausbildung in der Fläche, die interessante Behaarung, Beginn der Fortsatzbildung und sonstige Formdifferenzierung auf. Dieser seltene positive Zug ist in seiner phylogenetisch-systematischen Bedeutung von V. verkannt; die beiden Arten sind auseinandergerissen und auf zwei neue Gattungen: *Columbianum* n. gen. (für *S. gracilicornis* Carl) und *Columbiozonium* n. gen. (für *S. pearsei* Chamb.) verteilt worden. Nicht genug damit, so müsste jede dieser Gattungen nach der scheinbaren

Fig. 3.
Siphonophora pearsei Chamb. ♂.
Distaler Teil eines vorderen Gonopoden (nach Chamberlin 1923, Pl. II, Fig. 13), „mesal view".

Fig. 4.
Siphonophora gracilicornis Carl ♂.
Endglieder eines vorderen Gonopoden, von vorne (nach Carl 1914, Fig. 21.)

Gliederzahl der Gonopoden einer verschiedenen Subfamilie angehören! In welche derselben *Columbianum* (mit sechsgliedrigen Gonopoden) zu stehen käme, verschweigt V. Sie passt eben nirgends anders hin als in die nächste Nähe von *S. pearsei* und zwar auch generisch; denn wenn erst im „Schlüssel" die Gegenüberstellung der beiden Gattungen auch sachlich berichtigt wird, so bleiben höchstens spezifische Differenzen übrig. Es muss nämlich für beide die Sechsgliedrigkeit [1] der vorderen Gonopoden als Basis

[1] Die Siebengliedrigkeit der Gonopoden auf der Abbildung jener von *S. pearsei* kann z. B. von falscher Deutung einer „Zwischenhaut" herrühren, wie Verhoeff selber eine solche an der Beugestelle der Gonopoden von *Okeanozonium cylindricum* Verh. (Z. Anz. 1941, S. 223 u. Abb. 8) annimmt.

für den Vergleich angenommen werden; denn nur dann sind auch die Endglieder, nämlich „das klauenartige Endglied" bei *S. gracilicornis* und die „ungewöhnliche selbständige Klaue" von *pearsei* homolog, gleichnamig und (als Tarsus oder Tarsungulum) vergleichbar. Auch ist es bei beiden am Ende hakig umgebogen; seine Länge im Verhältnis zum vorletzten Glied ist mehr oder weniger vom Druck des Deckglases (stärker in Fig. 1 als in Fig. 2) abhängig, übrigens ohne generischen Wert. Endlich soll das vorletzte Glied nur bei *gracilicornis* einen Fortsatz tragen. Obige Figuren 3 und 4 zeigen die drei Endglieder beider Arten zwar in verschiedener Ansicht, aber in beiden Fällen mit Fortsatz am vorletzten Gliede. VERHOEFF hat eben CHAMBERLINS Fig. 13 entweder übersehen oder nicht verstanden! Wo sind noch stichhaltige Gründe da, um zwei nahverwandte Formen, die sich bei gründlicher Revision sogar als spezifisch zusammengehörig erweisen dürften, künstlich so weit wie möglich auseinander zu reissen?

Wenn VERHOEFF von einem „ersten" System der Siphonophoriden, spricht, so vergisst er seinen eigenen früheren, missglückten Versuch, die Gattung aufzuspalten; dieser führte ihn zunächst (1924) zur Unterscheidung der Untergattungen *Siphonophora* s. str. und *Rhinosiphora* Verh., die er schon 1926 zu Gattungen erhob. Nachdem ATTEMS (1930) die Unhaltbarkeit des diesbezüglichen Kriteriums nachwies, war wenigstens der Name *Rhinosiphora* hinfällig geworden und hätte, als einem falschen Prinzip entsprechend, füglich aus der zoologischen Nomenklatur verschwinden können. Doch scheint der Begriff der „Abfallstoffe" auf diesem Gebiete unbekannt; denn in VERHOEFFS neuem Gattungsschlüssel (S. 218) tauchen beide Namen wieder auf. Aber, siehe da, ihr Sinn und Inhalt sind ganz anders geworden, weil sie nunmehr einzig und allein auf die Gonopoden gegründet sind. Ob die Nomenklaturregeln die Einführung so tiefgreifender Begriffsmetamorphosen unter dem Deckmantel eines „Schlüssels" als zulässig erachten, entgeht meiner Kenntnis; auf jeden Fall sollte der Sinn wechsel solcher Namen wenigstens durch Hinzufügen einer Jahreszahl deutlich gemacht werden: z. B. *Rhinosiphora* Verh. 1941 nec 1924.

Diese Beispiele würden genügen, um das leichtfertig aufgeführte Gebäude umzustossen. In den Trümmern würde man Namen wie *Yukatanium*, *Guatemalium*, *Lomboknium*, *Balizonium* usw. finden; von den 14 Gattungen des „Schlüssels" sind nämlich nicht weniger

als 11 nach dem bisher bekannten, engbegrenzten Wohngebiete des jeweiligen Genotypus benannt. Es erweckt dies den Anschein, als ob sich die Differenzierung dieser alten Gruppe nach dem Isolierungsprinzip auf rezenter geographischer Grundlage vollzogen hätte. Dieser Eindruck hängt natürlich mit der sehr weitgehenden Aufsplitterung der BRANDT'schen Gattung durch V. zusammen und erlischt schon, wenn man die Verbreitung der artenreichsten Gruppe, *Siphonophora* s. str. Verh. 1941, ins Auge fasst. Vollends stutzig wird man, wenn sich in der VERHOEFF'schen Subfamilie der *Californizoniinae* die Gattungen *Californizonium* Verh.[1] und *Balizonium* Verh. (letztere für *S. verrucosa* Att. aus Bali, malaiischer Archipel !) vereinigt finden. Wem fällt da nicht das künstliche der Gruppierung auf, da gleiche oder fast gleiche Gliederzahl der Gonopoden, die durch Verschwinden oder Verwachsen von Gliedern zustande kommt, sich ebensogut durch polyphyletische Entstehung erklären lässt. Damit und unter Hinweis auf unsere noch sehr geringen chorologischen Kenntnisse möchte ich auch VERHOEFFS Statistik der generischen Verteilung nach Regionen und besonders auch seine Hypothesen über den Ursprung der Siphonophoriden und ihre passive Einwanderung mit Meeresströmungen „über die Inseln des Stillen Ozeans" nach Australien und Ostasien als sehr gewagt bezeichnen. Um eine stärkere Umwandlung ihrer Gonopoden in der Alten Welt zu erklären, ist eine solche Wanderung gar nicht nötig. Was wissen wir übrigens von einem Dutzend *Siphonophora*-Arten, die früher SILVESTRI und später CHAMBERLIN aus der australisch-polynesischen Region dürftig beschrieben haben, was über fast ebenso viele Arten aus den Antillen (CHAMBERLIN 1918) ? Nach VERHOEFF sollen die Siphonophoriden „dem südwestlichen Asien" fehlen. Aus Ceylon ist jedoch schon lange ein unzweifelhafter Siphonophoride (*S. picteti* Humb. 1865) bekannt, und nächstens werde ich zwei weitere Arten aus den Bergen Südindiens beschreiben. Von welchem fernen Gestade und durch welche Sturmflut diese wohl dahin verfrachtet wurden ?

Mein Urteil über die Schriften eines bejahrten Forschers mag

---

[1] Gattungs- und Subfamiliennamen werden übrigens hinfällig, indem COOK und LOOMIS schon 1928 *S. pseustes* Chamb. in die durch sie aufgestellte und VERHOEFF ganz unbekannt gebliebene Gattung *Siphonacme* (Genotypus: *S. lyttoni* C. et L.) eingeordnet haben. Vgl. Proc. U.S. Nat. Mus., 72, Art. 18, S. 7—10.

Fernstehenden vielleicht allzu streng erscheinen. Wer aber VERHOEFFS Einstellung als Systematiker seit einer Reihe von Jahren verfolgt hat, wird zugeben, dass er ungeachtet aller Kritik seinen eigenen, immer persönlicheren und einsameren Weg gegangen ist. Auch die vorliegende Entgegnung wird ihn kaum davon abbringen, noch sonst rühren. Sie richtet sich auch weniger an ihn selbst als an die kleine Zahl noch lebender und an die künftigen Diplopodenforscher, um ihnen Mühe zu ersparen und gleichzeitig um, einer tief gefühlten Pflicht gehorchend, nach gründlicherer systematischer Arbeit zu rufen. Die meisten Systematiker bezwecken mit ihrer Arbeit, die Kenntnis einer Gruppe bis zu einem bestimmten Zeitpunkt nach taxonomischen Normen zusammenzufassen und sie durch persönliche Untersuchungen zu stützen und zu bereichern. VERHOEFF stellt für sich das Ziel noch weiter. Sein System hat er nomenklatorisch so stark ausgebaut, dass es statt einer sicheren Basis eine Hemmung für den Ausdruck anderer Auffassungen darstellen wird. Dem „Schlüssel" schickt er nämlich (S. 215) folgende selbstgerechte Bemerkung voraus: „Es (sein System) bedeutet schon deshalb einen grossen Fortschritt, weil es sowohl die Übersicht über die bisher publizierten Formen erleichtert, als auch die Einordnung der zweifellos noch zahlreichen Formen, welche die Zukunft bringen wird."

In wieweit ihm das erste Ziel gelungen ist, möge man den hier ausführlich besprochenen Stichproben entnehmen. Was die Zukunft betrifft, so zweifle ich, dass unsere Nachfolger sich damit begnügen werden, leere Fächer in unseren Schränken zu füllen. Was der so oft geschmähten Systematik einen Reiz gibt, ist eben die Freiheit, für jede Gruppe von sich aus die nötige morphologische und biologische Grundlage zu suchen und darnach die Kriterien der Einheiten unabhängig vom Autoritätsglauben selbst zu bestimmen, ohne überall auf nomenklatorische Beschlagnahme stossen zu müssen. Darum glaube ich auch nicht an die Berechtigung, den Nutzen und den Erfolg einer aprioristischen Systematik und werde vorläufig am weiteren Gattungsbegriff *Siphonophora* Brdt. festhalten.

Tome 51, nº 8 — Avril 1944

Die Gattung *Mesoniscus* Carl (Crust. Isop.)

von

Dr. P. A. CHAPPUIS

Subdirektor des Institutes für Höhlenforschung und Bodenbiologie der Universität Kolozsvár (Ungarn).

Mit 10 Textfiguren.

In seiner Arbeit: *Beitrag zur Höhlenfauna der insubrischen Region*, beschrieb J. Carl, 1906, eine neue Assel-Art, *Mesoniscus cavicolus* n. gen. n. sp., die er in der Höhle bei Tre Crocette, auf dem Campo dei Fiori, ob Varese gefunden hatte. 1914 beschrieb Verhoeff zwei weitere Arten dieser Gattung: *M. calcivagus* und *M. subterraneus* und gab einen Vergleich der drei bekannten Arten. 1916 kam Dahl in seiner Monographie der Isopoden Deutschlands, nach Untersuchung von drei Stücken verschiedener Herkunft, zur Auffassung, dass alle *Mesoniscus*-Arten mit *Mesoniscus alpicola* Heller (= *Titanethes alpicola* Heller 1857, = *Schiödtia alpicola* Budde Lund 1906) identisch seien. 1924 nahm Pesta das Thema erneut auf und zeigte an Hand der im Wiener Naturhistorischen Museum befindlichen Typenexemplare und eines reichlicheren Materials als das seiner Vorgänger aus Höhlen der Ostalpen, dass die Arten *cavicola*, *calcivagus* und *subterraneus* alle mit *M. alpicola* (Heller) identisch seien.

Aus den Karpaten, und zwar aus der Höhle Baradla, bei Aggtelek, hatte 1865 Frivaldszky einen *Titanethes graniger* beschrieben, der, wie Dahl schon erkannte, der Gattung *Mesoniscus* angehörte. Dahl betrachtet diese Art als mit *M. alpicola* identisch; Verhoeff (1931) führt sie jedoch als selbständig an. Endlich erschien 1939 eine kleine Arbeit von Frankenberger über *Mesoniscus graniger*

aus der Domica-Höhle in der Slowakei, in welcher gezeigt wird, dass wenn auch *M. graniger* sich von *M. alpicola* in einigen Merkmalen unterscheidet, von einer eigentlichen Artberechtigung nicht gesprochen werden kann. Er betrachtet sie daher nur als Unterart, als eine geographische Rasse.

Frankenberger hatte seine *graniger*-Exemplare mit solchen von *alpicola* aus der Badl-Höhle bei Peggau verglichen und fand nur einen einzigen nennenswerten Unterschied, nämlich, dass bei *graniger* die Borsten des Dorsalkammes des Propodos der 6. und 7. Thorakalbeinpaare keulenförmig seien, während bei *alpicola* diese Borsten gefiedert sind.

Die bisherigen Untersuchungen der verschiedenen zitierten Autoren stützten sich nur auf ein sehr beschränktes Material. So lagen Verhoeff im ganzen nur zwei Weibchen von *M. calcivagus* und ein Männchen von *M. subterraneus* vor und Dahl drei Tiere von drei verschiedenen Fundorten. Einzig Pesta konnte seine Untersuchungen auf eine grössere Anzahl von Tieren aus zahlreichen Fundorten stützen. Der vorliegenden Arbeit liegen Untersuchungen an Tieren aus folgenden Orten zu Grunde:

1. *M. cavicolus*, aus der Höhle Tre Crocette bei Varese, dem „locus classicus" der Art.
2. *M. alpicola*, von der Rax-Alpe (Niederdonau).
3. *M. graniger*, aus der Baradla-Höhle bei Aggtelek, dem „locus classicus" der Art.
4. Tiere, die in verschiedenen Höhlen und auch unter tief eingebetteten Steinen des Bihargebirges gefunden wurden.
5. Tiere aus der Höhle Sohodolul Reciței bei Reșița, Banat (Rumänien).
6. Tiere aus dem oberen Cernatal bei Herkulesbad (Rumänien).
7. Tiere aus der Petnićka pečina bei Valjevo (Serbien).

Ein sorgfältiger Vergleich zeigte, dass die Unterschiede zwischen all den Individuen verschiedener Herkunft sehr gering sind. Sämtliche von Verhoeff für die Unterscheidung von *M. cavicola* und *M. subterraneus* gegebenen Merkmale sind variabel, sodass ihnen eine Artberechtigung abgesprochen werden muss. Die *Mesoniscus*-Arten der Höhlen in der nördlichen Lombardei, Tre Crocette bei

Varese, Buco del Tasso im Vulganna (Brian 1926) wie auch die Tiere aus den Ostalpen (siehe Aufstellung bei Pesta) gehören *alpicola* an.

Bei den Tieren aus den Karpaten, dem Bihar, Banat und

Fig. 1—4.
Mesoniscus alpicola.
Borsten des Dorsalrandes des Propodos des 7. Thorakalbeinpaares, ca. 1000 ×,
Fig. 1: von *M. alpicola* s. str., von der Rax-Alpe.
Fig. 2: von *M. alpicola graniger*, aus der Höhle von Aggtelek.
Fig. 3: von *M. alpicola vulgaris*, aus der Höhle von Igrica.
Fig. 4: von *M. alpicola meridionalis*, aus der Höhle Sohodol Reciţei.

Serbien sind einige Unterschiede gefunden worden, die im folgenden näher beschrieben werden sollen.

Verhoeff suchte Unterschiede zwischen den drei ihm bekannten Arten im Bau der Antennengeissel, den Fiederstäbchen am Vorzahnstück der rechten Mandibel, den Endopoditen des 2. männlichen Pleopoden, dem Stamm der Maxillipeden und der Zahl von Höckerreihen an den Pleontergiten. All diese Merkmale erwiesen sich in der Folge als ziemlich veränderlich, sodass Verhoeffs

Arten eingezogen werden mussten. Dies wurde von Pesta und Frankenberger für einen Teil der Merkmale gezeigt, während ich bei dem Vorzahnstück der rechten Mandibel bei den Arten von der Rax-Alpe einmal zwei, ein andermal nur ein Fiederstäbchen fand; auch dieses Merkmal ist also hinfällig.

Wie schon erwähnt, lässt Frankenberger als Unterschied zwischen *alpicola* und *graniger* nur die verschiedene Ausbildung des Borstenkammes am Propodos des 6. und 7. Pereiopoden gelten. Zu diesem kann ich noch einen weiteren hinzufügen: die Ausbildung des Endgliedes der Antennulen und ihrer Aesthetasken.

Bei *M. alpicola* finden wir am Propodosrücken des 6. und 7. Pereiopoden eine Reihe von Federbürsten, die nach Verhoeff der Reinigung der hinteren Körperhälfte dienen. Es sind dies Federborsten deren Fasern vorwiegend krallenwärts gerichtet sind (Fig. 1, Verhoeff 1914 Fig. 15, Frankenberger Fig. 4). Bei *M. graniger* aus der Höhle von Domica und bei den Exemplaren der Baradla-Höhle sind diese Borsten nicht gefiedert, sondern keulenförmig mit einer dem dicken Ende aufgesetzten, sehr feinen Endspitze (Fig. 2, Frankenberger Fig. 5). Die Exemplare aus dem nördlichen Bihargebirge nun unterscheiden sich in dieser Hinsicht von den beiden vorhergehenden Arten, indem bei ihnen die Borsten der Borstenreihe weder gefiedert noch keulenförmig sind, sondern dornartig, mit aufgesetzter, sehr fein auslaufender Spitze (Fig. 3). Im Südteil des Bihars, südlich des Arieșflusses, also ungefähr was man das siebenbürgische Erzgebirge nennt, ist *Mesoniscus* seltener anzutreffen; immerhin liegen Tiere aus einigen Höhlen vor. Bei ihnen sind die Borsten der betreffenden Borstenreihe keulenförmig, ähnlich wie bei *graniger* nur mit stärkerem unteren Teil. Das Keulenende trägt lange, feine, gerade Fiedern (Fig. 4).

Gleichgebaut wie die letzteren sind die Tiere aus dem Gebiete nördlich der Südkarpaten, wo *Mesoniscus* in Höhlen nicht zu finden ist. Einige Exemplare wurden aber unter tief eingebetteten Steinen bei Cioclovina, im südlichen Hunedoara (Rumänien) und im oberen Teil des Cernatales gefunden, ebenso die Tiere aus der Höhle Sohodolul Reciței bei Reșița im Banat und der Petnička pećina bei Valjevo (Serbien).

Den Borstenreihen am Propodosrücken der 6. und 7. Pereiopoden nach können wir also vier geographische Rassen von *M. alpicola* unterscheiden:

1. *Mesoniscus alpicola* s. str., dessen Verbreitungsgebiet die Alpen der Lombardei und die Ostalpen umfasst.
2. *Mesoniscus alpicola graniger*, die in den Nordkarpaten zu finden ist.
3. *Mesoniscus alpicola vulgaris* nov. subsp., die den nördlichen Teil des Bihargebirges und vielleicht auch die nördlich der Szamos gelegenen Berge bewohnt; schliesslich

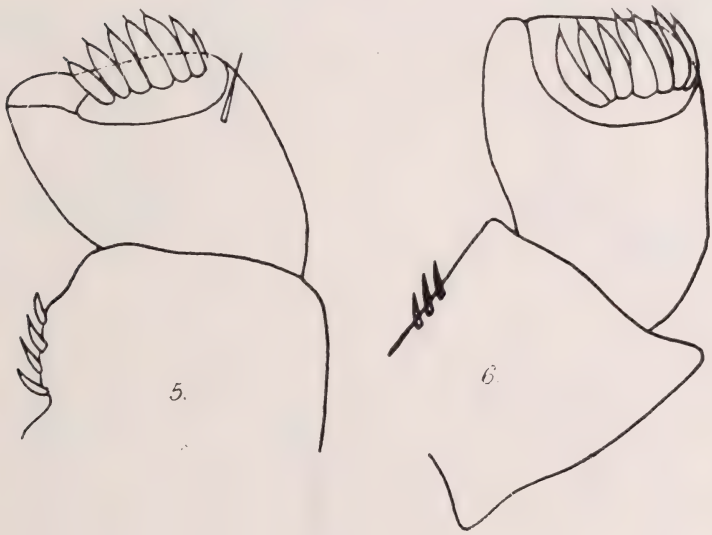


Fig. 5—6.
Antennula von *Mesoniscus alpicola* s. str.
Fig. 5: Tier von der Rax-Alpe. Fig. 6: Tier aus der Höhle Tre Crocette.
365 ×.

4. *Mesoniscus alpicola meridionalis* n. subsp., die im siebenbürgischen Erzgebirge, in den Südkarpaten, im Banat und in den Höhlen bei Valjevo vorkommt.

Einzig auf die Gestalt der Borsten dieser Borstenreihe gestützt, wäre es ein unsicheres Unternehmen gewesen, diese geographischen Rassen mit Namen zu bezeichnen. Zu diesem Merkmal kommt aber noch ein anderes: die Gestalt und Zahl der den Antennulen aufsitzenden Aesthetasken. Bei *Mesoniscus* sind die Antennulen auffallend kurz, dreigliedrig; das erste Glied ist äusserst klein, kann bereits als fehlend bezeichnet werden. Wenn die Gliedmasse vom

Kopf entfernt wird, bleibt dieses erste Glied am letzteren hängen, sodass die entfernte Antennula zweigliedrig erscheint. Das zweite Glied ist rechteckig, ein wenig länger als breit. Das Endglied, ein wenig länger als das vorhergehende, trägt am Ende einige Aesthetasken. Bei *M. alpicola* s. str. sind sie 7—8 an Zahl vorhanden, liegen in einer kleinen Vertiefung und sind nicht nur stark an das Glied angelehnt, sondern werden auch vom lappenartigen Ende desselben schützend überragt (Fig. 5 und 6).

Bei *M. alpicola graniger* sind nur 3 Aesthetasken vorhanden. Sie liegen nicht in einer Vertiefung, sondern sitzen auf einem stark

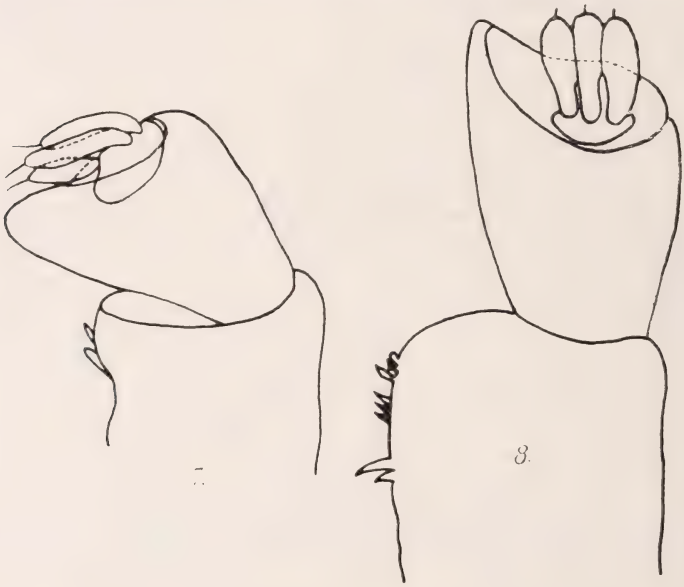


Fig. 7.
Antennula von *Mesoniscus alpicola graniger* (Aggtelek), 365 ×.

Fig. 8.
Antennula von *Mesoniscus alpicola vulgaris* (Peştera de la Fănaţe). 365 ×.

lichtbrechenden, ovalen Gebilde. Auch sie sind dem lappenartigen Ende der Antenne stark angelehnt (Fig. 7). Bei *Mesoniscus alpicola vulgaris* ist eine apikale Vertiefung am Endglied deutlich zu sehen. In dieser liegt das stark lichtbrechende, ovale Gebilde, dem wieder nur 3 Aesthetasken aufsitzen. Das lappenartige Ende überragt auch hier die Sinnesstäbchen, ohne aber dass sie dem Gliede anliegen (Fig. 8). Bei *M. alpicola meridionalis* endlich ist das Endglied der Antennulen ein wenig schlanker; dem lichtbrechenden

Gebilde sitzen ebenfalls 3, aber ein wenig längere Aesthetasken auf; doch sind die Ränder des Gliedes nicht erhöht, sodass sie freistehend schon bei geringer Vergrösserung sichtbar sind (Fig. 9 und 10).

Parallel zu den zwei oben erwähnten Unterschieden sind noch einige andere, aber nicht so deutlich bemerkbare, zu finden; auch

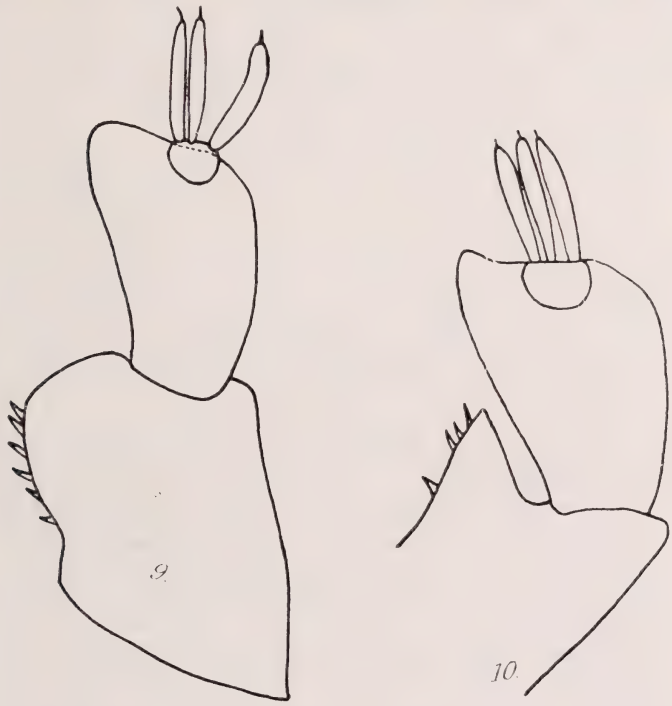


Fig. 9—10.
Antennula von *Mesoniscus alpicola meridionalis*, 365 ×.
Fig. 9: Tier aus einer Höhle nördlich von Zlatna, Siebenbürgen.
Fig. 10: Tier aus der Petnička pećina bei Valjevo (Serbien).

konnte ich nicht feststellen, ob sie ständig vorkommen oder nicht. So ist der Endopodit des 2. Pleopoden bei den Männchen aus Valjevo ein wenig anders gebaut. Das Tier stand aber kurz vor einer Häutung, sodass die Umrisse dieses Gliedes nicht ganz genau zu sehen waren. Dass dieses Beinpaar, das sonst zur Charakterisierung der Gattungen recht brauchbar ist, für Artunterschiede bei *Mesoniscus* nicht verwendet werden kann, haben schon andere,

besonders FRANKENBERGER gezeigt. Ich habe bei den verschiedenen untersuchten Männchen auch grosse Variationen beobachtet. Um festzustellen, ob nicht doch vielleicht ein verwendbares Merkmal zu finden sei, habe ich die Längenverhältnisse zwischen dem Teil, der zwischen dem Sympoden und dem in der Mitte sich befindenden Läppchen liegt, und dem Endteil gemessen und folgende Resultate erhalten.

Der proximale Teil verhält sich zum distalen bei:

alpicola wie 1 : 0,805 (Tre Crocette), 1 : 0,727 (Rax-Alpe), 1 : 0,745 (VERHOEFF), 1 : 0,714 (CARL);
graniger wie 1 : 0,916 (Aggtelek);
vulgaris wie 1 : 1,333 (Fanațe), 1 : 1,429 (Bătrina), 1 : 1,105 (Igric);
meridionalis wie 1 : 0,888 (Sohodol), 1 : 0,833 (Valjevo).

Mit Ausnahme von *M. alpicola vulgaris*, bei welchem der proximale Teil des Endopoditen des Pleopoden P_2 ♂ grösser ist als der distale, geben diese Verhältnisse keine Möglichkeit eines Unterscheidungsmerkmales.

Die Endopodite der Pleopoden 4 und 5 sind häutig, weich und in drei Zipfel ausgezogen. Die Grösse und Gestalt dieser Zipfel ist bei den verschiedenen Unterarten verschieden; doch kann man auch da nicht Merkmale zu ihrer Unterscheidung aufstellen, da sie häutig sind und je nach Grösse des Tieres, wahrscheinlich auch nach Alter, variieren. Auch werden diese zarten Gebilde durch die Präparation oft verletzt oder aus ihrer ursprünglichen Lage gebracht, sodass ein Vergleich nicht immer möglich ist.

Hier muss noch ein Irrtum VERHOEFFS richtig gestellt werden. 1914, wie auch in seiner Arbeit von 1930 sagte er, dass dem 1. Pleopoden der Männchen das Endopodit fehlt. Ich habe dieser Gliedmasse bei allen Tieren besondere Aufmerksamkeit geschenkt und bei allen einen männlichen Endopodit finden können. Allerdings ist dieser Gliedmassenteil nur sehr schwach eingelenkt und fällt, wie auch beim Weibchen, sehr leicht ab. Am Pleopoden 1 ist kein nennenswerter geschlechtlicher Dimorphismus festzustellen. Er besteht aus einem grossen, dreieckigen, blattförmigen Exopoditen und einem halb so grossen oder noch kleineren, ebenfalls dreieckigen Endopoditen, der sehr dünn und hyalin ist und vom Exopoditen völlig überdeckt wird.

Die Verbreitung der verschiedenen geographischen Unter-Arten ist schon kurz angedeutet worden. Es wäre noch nachzutragen, an welchen Stellen die Tiere häufig zu finden sind und wo nicht. Es ist selbstverständlich, dass da nur von den eigenen Erfahrungen berichtet werden kann.

M. alpicola vulgaris ist in den Höhlen der Nordhälfte des Bihargebirges, also seinem Verbreitungsraum, häufig anzutreffen. Die Tiere kriechen, meist in grösserer Anzahl, auf faulenden Holzteilen herum. Die Exemplare sind verschieden gross, also wahrscheinlich verschieden alt. Unter tief eingebetteten Steinen sind die Tiere in Höhen von 900—1300 Meter auch nicht selten zu nennen, wenn in Kalkgebieten gesucht wird. Im kristallinen Gestein wurden sie bis jetzt nicht gefunden.

Im südlichen Teil des Bihars, dem siebenbürgischen Erzgebirge, ist *Mesoniscus alpicola meridionalis* in Höhlen schon seltener; aber immerhin finden sich die Tiere in solchen, die günstige Lebensbedingungen, wie grosse Feuchtigkeit und faulendes Holz bieten. Ausserhalb der Höhlen, unter tiefen Steinen, sind die Tiere selten. In den Bergen des südlichen Teiles des Jud. Hunedoara sind in Höhlen *alpicola meridionalis* nicht gefunden worden, obwohl einige unter ihnen gute Lebensbedingungen bieten könnten. Ausserhalb der Höhle wurde die Unterart nur an einem einzigen Orte, im Walde bei Cioclovina, gefunden. Im Höhlengebiet der Südkarpaten wurde kein einziger *Mesoniscus* gefunden, sei es in den Höhlen, die nördlich der Wasserscheide, im oberen Jiu-Tal gelegen sind, sei es in denjenigen des Südhanges. Auch unter Steinen kamen keine vor, obwohl ich dort ziemlich eifrig sammelte. Einzig im obersten Cerna-Tal fand sich das Tier einmal. Das gleiche gilt für die Höhlen der Umgebung von Herkulesbad. Im Gebirge des Banats, d. h. im Gebiete von Reșița, zwischen Temeș und Donau, fand sich *Mesoniscus* in zwei Höhlen. Tiere aus der einen konnte ich untersuchen (Peșt. Sohoholul, Reciței). Das Vorhandensein der Tiere in der anderen Höhle (Socolovaci bei Crașova) entnehme ich den Angaben Bokors (1921). Der letztgenannte ist der am weitesten westlich gelegene Fundort nördlich der Donau.

Es wäre nun zu erwarten gewesen, dass *Mesoniscus* auch in dem südlich der Donau gelegenen, höhlenreichen Kalkgebiet des Kućaigebirges vorkommt. Unsere Untersuchungen in diesem Gebiete förderten aber keine solchen Tiere zu Tage. Auch in den grossen

Buchenwäldern, die einige Teile dieses Gebirges bedecken, wurde nichts gefunden. Ebenso erging es uns in den südlich von Ćaćak und Užice gelegenen Höhlen und Gebirgen; einzig in der schon erwähnten Petnička-Höhle bei Valjevo fanden sich einige Exemplare. Wenn unsere Untersuchungen in Serbien keine *Mesoniscus* erbrachten, so soll damit nicht behauptet werden, dass die Gattung dort überhaupt nicht vorkommt; denn es ist stets schwer, etwas negatives zu beweisen. Es ist aber immerhin festzustellen, dass, sollte die Gattung überhaupt dort vorkommen, die Tiere äusserst selten und nur an gewissen optimalen Stellen gefunden werden könnten. Bemerkenswert ist noch, dass nirgends, weder im nördlichen noch im südlichen Bihar, einerlei ob in Höhlen oder unter tief eingebetteten Steinen, trächtige Weibchen gefunden wurden.

Die geographische Verbreitung der Gattung *Mesoniscus* stellt uns vor ein schwieriges Problem. Wir haben es hier gewiss mit einer alten Form zu tun, die endemische Merkmale besitzt, aber eine grosse, wenn auch diskontinuierliche Verbreitung aufweist. Es ist wohl möglich, wie Verhoeff es annimmt, dass die Verbreitung der Art im Westen noch weiter reicht, sodass Varese nicht der Schlusspunkt der einen Verbreitungsrichtung ist. Allerdings ist ausser den beiden schon erwähnten lombardischen Höhlen-Fundorten *Mesoniscus* von keiner mehr im Westen gelegenen Höhle gemeldet worden.

Weit verbreitet scheint dann die Gattung in den Ostalpen zu sein, und man könnte annehmen, dass das eines ihrer Dispersions-Zentren ist. Diese Annahme kann auch durch die primitivere Antennule mit ihren vielen Aesthetasken gestützt werden. Vom Zwischenstück, zwischen Ostalpen und den slowakisch-ungarischen Fundorten: Plateau von Szilice, Höhle von Domica, Höhlen bei Aggtelek, Bükkgebirge, ist nichts bekannt, ebenso aus dem nicht unerheblich langen Stück zwischen Aggtelek und dem Bihargebirge. Es fehlt auch meistens der kalkige Untergrund, der für *Mesoniscus* eine absolute Lebensbedingung zu sein scheint.

Die Region des nördlichen Bihars mit *M. alpicola vulgaris* und die des siebenbürgischen Erzgebirges, mit den nördlichen Kolonien von *M. alpicola meridionalis* sind durch kristalline Gebiete getrennt. Die Regionen selbst sind auch nicht zusammenhängende Kalkgebiete, sondern Inseln, die teils der Jura, teils der Kreideformation angehören.

Zur Ökologie der Gattung ist noch zu bemerken, dass in den Gegenden, wo die Tiere häufig sind, sie sowohl in Höhlen, wie auch unter tief eingebetteten Steinen leben. In tieferen Lagen sind sie in Höhlen natürlich häufiger als draussen; bei 1000 m und mehr ist die Temperatur in den Höhlen ziemlich tief, die Tiere werden mehr ausserhalb derselben gefunden. Dabei ziehen sie Humus dem Lehm vor, sind aber nicht an Laubwald gebunden, da sie auch im Nadelwald vorkommen. Ihre Nahrung wird wohl, wie es schon VERHOEFF bemerkte, aus faulendem Holz und Blättern bestehen. In Höhlen wenigstens sind sie öfters auf quatschnassen, morschen Holzteilen anzutreffen. Sie vermeiden grössere Guanoanhäufungen, sind aber manchmal an kleineren Fledermauskotanhäufungen zu finden. Ob sie sich aber dort als Coprophagen betragen oder sich von Schimmelpilzen ernähren, ist ungewiss.

Man kennt schon ziemlich viele Isopodenarten aus Bosnien und Kroatien, dem zwischen dem Gebiet von *M. alpicola meridionalis* und dem von *M. alpicola* s. str. gelegenen südlichen Gebirgsgürtel; aber *Mesoniscus* wurde von dort nicht gemeldet, wohl aber *Nematoniscus*, die zweite Gattung der Familie der *Mesoniscidae*. Eine Art, *Nematoniscus prenjanus* fand VERHOEFF im Prenj-Gebirge, in der Herzegowina; dann fand er sie noch bei Jablanica, Serajevo, Jaice und am Mostar Blato; vielleicht ist diese Art auch in Kroatien noch zu finden und würde somit den Kreis schliessen. Seltsamerweise erwähnt VERHOEFF eine andere Art der Gattung *Nematoniscus* aus dem Gebiete östlich des Lebensraumes von *Mesoniscus*; nämlich *Nematoniscus triangulifer*, von Schulerberg bei Brașov und aus einem Wäldchen bei Deés. Letzterer Fundort, an welchem mehrere Weibchen gefunden worden seien, ist bemerkenswert; denn wenn alle anderen bis jetzt zitierten Fundorte in gebirgigen Gegenden lagen, da wo Regen verhältnismässig häufig fällt und der Untergrund aus Jura oder Kreide-Kalken bestand, liegt Deés mitten im miocänen Gebiet, wo lehmiger Boden vorherrscht. Die Hügel der Umgebung überschreiten nie die 600 m Grenze; auch ist das Klima schon ein Steppenklima. Die Fundstellen in Nordsiebenbürgen, die VERHOEFF 1901 erwähnte, hat er später nicht mehr genannt.

Die Unterschiede zwischen den zwei einzigen Gattungen der *Mesoniscidae* sind nach VERHOEFF hauptsächlich folgende: Die Endlappen an dem Endopoditen der 1. Maxillen sind bei *Mesoniscus* hornartig gegen die Pinsel gebogen; bei *Nematoniscus* ist der End-

lappen nach endwärts gerichtet. Der Vorzahn der linken Mandibel zeigt bei *Mesoniscus* drei Zähne, bei *Nematoniscus* ist er einfach. Die ersten Pleopoden der Männchen von *Mesoniscus* sind zwei flache, dreieckige, übereinander gelegene Platten; diejenigen von *Nematoniscus* sind rundlich-oval, weit auseinander gedrängt und von grossen, drüsigen Zellen erfüllt. Am Endopodit des zweiten Pleopoden der Männchen ist bei *Mesoniscus* das dritte Glied kräftig abgesetzt; bei *Nematoniscus* ist kein solches vorhanden. Ob diese Unterschiede genügen, um eine neue Gattung in einer so arten- und gattungsarmen Familie aufzustellen, ist eine Gefühlssache. Vielleicht werden weitere Funde von *Nematoniscus*, der bis jetzt nur VERHOEFF vorgelegen ist, Aufklärung in dieser seltsamen geographischen Verbreitung zeigen.

Es bliebe noch zu erörtern, welches wohl das Verbreitungszentrum von *Mesoniscus* sein könnte, d. h. welche der vier Unterarten wohl die ursprünglichere ist. Darauf eine endgültige, klare Antwort zu geben, ist nicht möglich. Betrachen wir nur die zwei anfangs angeführten Unterschiede, so können zwei Hypothesen aufgestellt werden. Nach den Borsten des Propodos-Rückens der letzten zwei Beinpaare scheint die subsp. *meridionalis* die ursprünglichere zu sein, da ihre Borsten alle Elemente enthalten, die wir bei den anderen drei Formen antreffen. Wird die Keulenform zur Borste umgewandelt und verbleibt die Fiederung, so nähern wir uns der subsp. *alpicola*. Bei Verlust der Fiederung nähern wir uns *graniger*, und geraten Keulenform und Fiederung in Verlust, so wird daraus *vulgaris*.

Anderseits tragen die Antennen bei *alpicola* mehr Aesthetasken, was gewiss ursprünglicher ist. Allerdings sind dieselben versteckt und stark zusammengedrängt, was wieder als sekundäres Merkmal gedeutet werden kann. Die Stellung der Aesthetasken bei *meridionalis* scheint primitiver zu sein, aber nicht ihre Anzahl.

Eine einheitliche Übersicht über die Verbreitung der terrestrischen Isopoden ist von VERHOEFF 1931 versucht worden; er konnte aber nur feststellen, dass das Mittelmeergebiet reicher an Endemismen und an Arten ist als der Rest Europas. Woher die Tiere aber kamen, konnte auch er nicht erklären.

Bei verschiedenen anderen Tierarten, die die Höhlen und den Untergrund Siebenbürgens bewohnen, hat sich gezeigt, dass sie in früheren Zeiten, als sie noch die Erdoberfläche bewohnten, von

Südwesten her, aus dem heutigen Bosnien gegen Nordosten, dem heutigen Banat und Bihar einwanderten. Einen solchen Ursprung möchte ich für die Gattung *Mesoniscus* auch annehmen. Anderseits zeigt sich auch, dass vom gleichen Ausbreitungszentrum aus Tiere, besonders die Höhlenkäfer, sich gegen Nordwesten und die Alpen hin ausgebreitet haben. Wie *Mesoniscus* diesen Weg auch hätte einschlagen können ohne Spuren zu hinterlassen, bleibt noch unaufgeklärt.

In diesem Zusammenhang sei zum Schluss noch die Verbreitung einer anderen Isopodenart erwähnt, die zwar nichts mit *Mesoniscus* zu tun hat, aber eben wegen seiner sehr seltsamen Verbreitung Aufmerksamkeit verdient. Es ist dies das Vorkommen von *Titanethes albus*, einer in Höhlen von Istrien, Slowenien, Kroatien, Dalmatien und Herzegowina oft sehr häufigen Art, in der „Alten Höhle" bei Sloup und der Katarinen-Höhle, bei Blansko, in Mähren. Verhoeff, der einzige ausser Absolon, der die Tiere sah, glaubte aus zoographischen Gründen erst nicht an die Möglichkeit eines solchen Vorkommens (1901). Da ihm Absolon aber die betreffenden Tiere zusandte, musste er wohl seine Meinung ändern. Er beschrieb sie als *Titanethes absoloni* und *T. nodifer*, musste sie aber später als mit *T. albus* synonym erkennen (Wächtler). Ausser von Absolon wurden die Tiere in diesen oft besuchten Höhlen von niemand anderem gefunden.

Die mährischen Höhlen sind von den ungarischen und slowakischen Fundorten von *Mesoniscus* viel weniger entfernt als von den Gebieten, wo *Titanethes* vorkommt. Ausserdem hätte *Titanethes*, um nach Mähren zu gelangen, die östlichen Ausläufer der Alpen, wo *Mesoniscus* vorkommt, überschreiten müssen. Wir finden aber *Titanethes albus* nicht in den Ostalpen und *Mesoniscus* nicht in Mähren, was die ganze Frage nur noch rätselhafter macht

BENÜTZTE LITERATUR.

1921. Bokor, E. *Arthropoden der ungarischen Grotten.* Barlangkutatás, Budapest, Bd. IX.

1926. Brian, A. *Trichoniscidi raccolti in acune caverne d'Italia.* Mem. Soc. Entomol. Italiana, Milano, Vol. V.

1906. Carl, J. *Beitrag zur Höhlenfauna der insubrischen Region.* Rev. suisse de Zool., Vol. XIV.

1916. Dahl, F. *Die Asseln oder Isopoden Deutschlands.* Fischer, Jena.

1939. Frankenberger, Z. *Sur l'Isopode cavernicole, Mesoniscus graniger Friv., de la grotte „Domica" en Slovaquie.* Vestn. kralov. českí spol. nauk., Praha.

1865. Frivaldszky, J. *Adatok a magyarhoni barlangok faunájához.* Matem. és Természett. Közlem., Budapest, Bd. 3.

1929. Jeannel, R. et Racovitza, E. G. *Biospeologica LIV. Enumération des grottes visitées*, 1918-1927. Arch. zool. exp. et gen., Paris.

1925. Pesta, O. *Zur Kenntnis von Mesoniscus alpicola (Heller).* Speläol. Jahrb., Wien, Bd. V/VI.

1901. Verhoeff, K. W. *Über paläarktische Isopoden.* 4. und 6. Aufsatz. Zool. Anz., Leipzig, Bd. 24.

1914. —— *Zur Kenntnis der Gattung Mesoniscus.* 17. Isop. Aufs. Zool. Jahrb. Syst., Jena, Bd. 37.

1930. —— *Zur Kenntnis osteuropäischer Isopoden.* 41. Isop. Aufs. Zool. Jahrb. Syst., Jena, Bd. 59.

1931. —— *Vergleichende geographische ökologische Untersuchungen über die Isopoda terrestria von Deutschland, den Alpenländern und anschliessenden Mediterrangebieten.* 46. Isop. Aufs. Zeitschr. Morph. und Oekol. der Tiere. Berlin, Bd. 22.

1937. Wächtler, W. *Isopoda (Asseln).* In: *Die Tierwelt Mitteleuropas.* Leipzig.

Tome 51, nº 9. — Avril 1944.

Observations sur les Corégones

par

Emile ANDRÉ

Genève

Avec 1 figure dans le texte.

Dans les pages qui suivent nous exposons nos observations sur l'alimentation des Corégones et les résultats des expériences organisées par M. M. Vouga, inspecteur général de la pêche du canton de Neuchâtel, sur l'incubation des Corégones et le comportement de leurs alevins aux basses températures, spécialement en ce qui concerne l'alimentation. Ces expériences, dont la portée pratique n'échappera ni aux pisciculteurs, ni aux pêcheurs, ont été faites sous les auspices du Comité scientifique de la Société suisse de Pêche et de Pisciculture.

Nourriture des Corégones. — Pour les adultes, la documentation ne manque pas et nous n'avons rien à ajouter au travail de Fuhrmann [1]; mais nous avons pu noter certains faits concernant la question de l'anorexie, c'est-à-dire de la perte, momentanée, du besoin de manger.

L'anorexie de reproduction a été constatée chez diverses espèces de Poissons et en particulier, avec certitude, chez les Corégones; elle se traduit par une contraction considérable de l'estomac, qui prend la forme et le volume d'une petite noix, dont le lumen est très réduit et dont la consistance rappelle celle du cartilage; la muqueuse montre ses cellules sécrétrices en régression. A côté de cette anorexie de reproduction y a-t-il une anorexie due au froid, comme on l'a supposé ? Elle a été du reste signalée chez divers Poissons (Perches, Brochets, Tanches, etc.). La supposition était

[1] Fuhrmann. *La nourriture de nos poissons.* Bulletin suisse de pêche et de pisciculture, XVIIIe année, p. 86 et 107, 1917.

aussi basée sur le fait que parfois l'estomac, vide, tout en restant fusiforme, diminue énormément de volume et montre son lumen également très réduit. Chez une Palée de taille moyenne, l'estomac peut être réduit à 3 cm de longueur sur un diamètre d'1 cm. Cette modification doit se produire très rapidement, puisqu'on la constate chez des individus qui ont encore des résidus alimentaires dans l'intestin. Il ne faut pas oublier que les Corégones se pêchent parfois au filet dormant et qu'ils peuvent séjourner dans ce filet assez longtemps pour que se termine la digestion stomacale.

A la question posée ci-dessus: Est-ce que l'anorexie de froid existe chez les Corégones ? nous pouvons, sans hésitation, répondre par la négative. Voici quelques observations à l'appui [1].

Palées (*Coregonus schinzi palea* Cuv. et Val.) pêchées au large de Chevroux, sur un fond de 100 à 140 m, le 26 février 1942. Température de l'eau, à la surface, 3°; le lac était donc en stratification thermique inverse. Sur 22 individus, 2 avaient l'estomac vide; chez les autres, il contenait des œufs de *Diaptomus* (?) auxquels étaient mêlés des débris plus ou moins abondants de *Bythotrephes*.

Bondelles (*Coregonus exiguus bondella* Fatio) pêchées le 15 février 1942. Température de surface 3°. Sur 15 individus, 2 avaient l'estomac vide; chez les autres, il contenait des œufs de *Diaptomus* et chez une femelle, en outre, 8 œufs (de Bondelle, probablement).

Bondelles, pêchées le 14 février 1942. Température de surface 2°. Sur 15 individus, une femelle avait l'estomac vide, les autres individus avec des œufs de *Diaptomus* et des *Pisidium*.

Bondelles, pêchées le 26 février 1942. Température de surface 4° (toute l'épaisseur du lac était donc à cette température). Les estomacs contenaient tous une masse grisâtre, le limon absorbé avec les proies benthiques, mélangé avec des *Pisidium*, quelques *Cyclops*, des Ostracodes en abondance, des larves de Chironomides et un œuf (de Bondelle probablement).

Nous pourrions multiplier les exemples, mais ce serait superflu, puisqu'il est prouvé par les observations ci-dessus que les Corégones, Palées et Bondelles, mangent à de basses températures et que l'anorexie de froid n'existe pas.

---

[1] Notre matériel a été fourni par M. l'inspecteur Vouga, auquel nous disons ici nos cordiaux remerciements.

Pour les observations sur la nourriture des alevins, nous nous sommes adressé à des alevins de Palées et de Bondelles, pêchés au lac ou élevés dans des établissements de pisciculture. Ces derniers étaient nourris de plancton; on peut donc les assimiler à ceux qui provenaient du lac.

Alevins de Palée, 4 avril 1942. *Nauplius* abondants, jeunes Daphnies, *Bosmina*, *Brachionus*.

Alevins de Palée, 4 juin 1942. Chez les 16 individus, l'estomac contenait des débris d'Entomostracés parmi lesquels on reconnaît des Daphnies et des *Bythotrephes;* chez 12, des Ephémères adultes ou subimago, au nombre de 1, 2 ou 3; chez 6 des œufs de *Diaptomus* et chez 1, une tête de larve de Chironomide. Pour ne pas allonger, ajoutons seulement que chez d'autres nous avons trouvé, en plus, une Nostocacée, *Microcoleus terrestris*.

Alevins de Bondelles de quelques semaines. Fragments de petits Cladocères, tête d'une petite larve de Diptère; petite larve de Nématocère (ressemblant à *Corethra*).

Chez les alevins élevés dans les chambres frigorifiques de la gare de Cornavin, nous avons trouvé dans l'estomac, surtout des algues unicellulaires vertes, des *Fragillaria*, des *Tabellaria*, des *Microcoleus terrestris*, des *Cyclops*, des débris d'Entomostracés, des œufs de *Diaptomus*. Chez les alevins pêchés au lac, on ne trouve pas de Diatomées; ils n'en mangent vraisemblablement que faute de mieux.

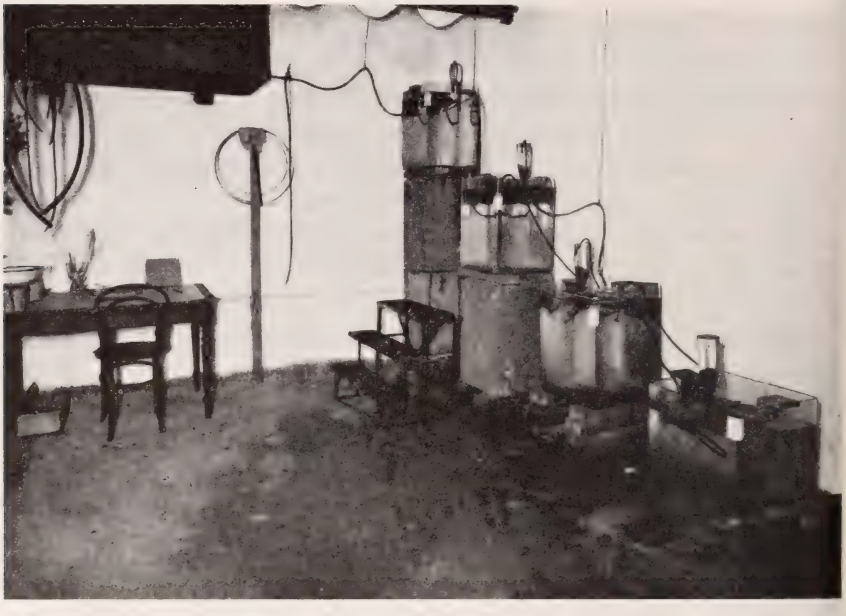
Elevages à basses températures. — Ceux-ci ont été faits dans des appareils conçus par M. l'Inspecteur Vouga et installés par lui dans une chambre frigorifique des entrepôts de la gare de Cornavin, à Genève, obligeamment mise à notre disposition par le directeur, M. Bourquin, auquel nous exprimons ici toute notre gratitude. L'eau de la Ville arrivait dans le réservoir, que l'on voit à gauche en haut de la photographie ci-dessous. De là, elle passait dans l'aquarium n° 1, puis dans les aquariums n°s 2, 3 et 4 et pendant ces passages successifs sa température continuait à baisser.

Comme on le voit, chaque aquarium était surmonté d'un vase de Zoug où s'effectuait l'incubation. A l'éclosion, les alevins tombaient dans l'aquarium sous-jacent, où leur était dispensé le plancton destiné à les nourrir.

La température était relevée chaque jour par le garde-pêche

chef, G. Cauderay, ou, en son absence, par le garde R. Favre. Ce sont ces deux précieux collaborateurs, auxquels nous adressons ici nos vifs remerciements, qui se sont chargés de noter les dates des éclosions, de surveiller la bonne marche des élevages, de pêcher au lac la plancton et d'en nourrir les alevins.

Les œufs de Gravenche [1] ont été mis en incubation le 22 décembre, ceux de Palée le 13 du même mois. Ils provenaient d'une



seule femelle de chaque espèce fécondé par un seul mâle, de chaque espèce également. Les grandes différences que l'on note pour la durée de l'incubation, dans les quatre aquariums, laissent supposer que les ovules ne sont pas équivalents. Est-ce que cette non-équivalence est déterminée par des différences dans le degré de maturité des ovules au moment de la fécondation? ce n'est pas impossible.

Nos observations sur la durée des incubations nous ont permis

[1] Nous appelons Gravenche le Corégone qui fraye sur le littoral (voir note à la fin de cet article).

de confirmer, en la précisant, cette notion bien connue que cette durée est déterminée par la température, l'incubation étant d'autant plus longue que la température est plus basse. Les températures étaient relevées chaque jour, mais nous trouvons inutile de donner tous les chiffres et nous nous contenterons d'indiquer les moyennes.

Pendant l'incubation, on prélevait, à peu près tous les cinq jours, une cinquantaine ou une centaine d'œufs et on en comptait les morts. Voici le pourcentage moyen des morts pour chaque aquarium. N° 1: 13,2%; n° 2: 9,9%; n°3 : 2,6% et n° 4: 10,4%.

De cela, on peut conclure que les œufs de Palée sont plus résistants que ceux de Gravenche ou que les températures des aquariums 2 et 3 étaient plus voisines des températures optima pour l'incubation des œufs de ces Corégones. La comparaison des aquariums 1 et 4 montre une fois de plus que les basses températures sont préférables pour l'incubation des œufs des Salmonides.

Aquarium n° 1. Gravenches. — Dans le cours de l'incubation le 13,2% des œufs a péri. Températures extrêmes 3° et 6°; température moyenne 3°,6. Pendant l'incubation, le diamètre des œufs n'a pas varié; il est resté 2,55 mm. Les premières éclosions se sont produites après 81 jours; les dernières le 92e jour; la majorité, le 90e jour. Durée des éclosions: 11 jours. Les alevins ont commencé à manger au bout de 30 jours, à la température de 5°,5. Dans les résidus alimentaires on reconnaît quelques *Fragillaria*. A l'éclosion, les alevins mesuraient en moyenne 11,5 mm; ils ont grandi jusqu'à 13,6 mm, en 30 jours, âge auquel ils ont commencé à s'alimenter. Pendant ces 30 jours, la température moyenne a été de 4°,9. Ils étaient tous morts le 43e jour. Nos instructions n'ont pas été suivies d'une façon tout à fait exacte; c'est-à-dire que les aquariums sont restés trop chargés en proportion de la quantité de nourriture qui leur était dispensée, aussi les alevins ont-ils peu crû et sont-ils morts prématurément, mais cela n'infirme en rien les conclusions que l'on peut tirer de ces expériences.

Pendant 15 jours, nous avons élevé une dizaine d'alevins de ce lot dans de l'eau non courante, environ 2 litres, à la température d'environ 15°. Sur les parois du cristallisoir, s'était formé un dépôt d'algues vertes unicellulaires, qui ont probablement contribué à maintenir l'eau suffisamment oxygénée.

Aquarium N° 2. Palées. — La proportion des œufs morts pendant l'incubation a été de 9,9%. La température moyenne pendant cette période a été de 3°,1. Pendant la même période le diamètre des œufs a oscillé entre 2,5 et 2,6 mm. Les éclosions ont commencé le 88e jour et se sont terminées le 98e jour; elles ont donc duré 10 jours, les alevins ont commencé à s'alimenter le 44e jour, à la température de 3°,5. A la naissance, les alevins mesuraient en moyenne 10,8 mm; ils ont passé successivement à 11, 12, 13, 14, 12,2, 12,4, 13 et 12,8 mm; il s'agit là de moyennes établies sur la mensuration de 8 lots d'une dizaine d'alevins. On ne peut pas attacher à ces chiffres trop d'importance puisque, comme nous le disions plus haut, l'alimentation s'est montrée insuffisante. Tous les alevins étaient morts après 51 jours; pendant cette période, la température moyenne a été de 3°,9.

Aquarium N° 3. Palées. — Proportion des œufs morts pendant l'incubation 2,6%. Le diamètre des œufs a oscillé entre 2,5 et 2,6 mm. La température moyenne a été de 2°,7. Les éclosions ont commencé après 97 jours et étaient terminées après 103 jours. Durée des éclosions: 6 jours. A l'éclosion, les alevins mesuraient 12,5 mm et ont passé successivement à 13, 12,2, 11,2 13,3 et 12,7 (même remarque que ci-dessus). Les alevins ont mangé dès le 30e jour après leur naissance, à la température de 5°. L'intestin contenait des algues vertes unicellulaires, chez un individu en plus des *Fragillaria* et chez un autre, des débris de petits Entomostracés. Tous les alevins étaient morts au bout de 63 jours; pendant ce laps de temps, la température moyenne a été de 3°,3.

Aquarium N° 4. Gravenches. — Proportion d'œufs morts pendant l'incubation 10,4%. La température moyenne a été de 2°,4. Pendant cette même période le diamètre des œufs a varié entre 2,1 et 2,6 mm, la moyenne étant de 2,5 mm. Les éclosions ont commencé le 99e jour et ont été finies le 108e jour. La durée des éclosions a donc été de 9 jours. Les alevins ont commencé à se nourrir le 37e jour, à la température de 2°,0. Les intestins contenaient des algues vertes unicellulaires et des débris de petits Entomostracés. La longueur moyenne des alevins était de 11,5 mm; elle a ensuite varié entre 11,5 et 13,7 mm. Les alevins étaient morts après 47 jours.

Nous résumerons maintenant en un tableau les données ci-dessus, ce qui facilitera les comparaisons et les déductions.

Aquarium N°	Température moyenne	% des œufs morts	Durée de l'incubation	Durée des éclosions	Premier repas après	Mort des alevins après
1. Gravenches	3°,6	13,2	81 jours	11 jours	30 jours	48 jours
2. Palées	3°,1	9.9	98 jours	10 jours	44 jours	51 jours
3. Palées	2°,7	2,6	97 jours	6 jours	30 jours	63 jours
4. Gravenches	2°,4	10,4	99 jours	9 jours	37 jours	47 jours

Températures. — La différence entre les aquariums N° 1 et 4 n'est que de 1°,2, et entre les aquariums 2 et 3, de 0°,4. Ces différences si minimes ont eu cependant un effet sur les œufs et sur les alevins.

1. Plus la température est basse, plus est faible la mortalité des œufs.
2. Plus la température est basse, plus est longue la durée de l'incubation; entre les aquariums 1 et 4, la différence est de 18 jours et entre les aquariums 2 et 3 elle n'est que d'un jour.
3. La durée des éclosions ne varie pas beaucoup suivant la température; on pourrait dire qu'elle est d'autant plus courte que la température est plus basse.
4. Les Gravenches ont commencé à manger plus tôt dans l'eau moins froide; pour les Palées, c'est le contraire; comme Palées et Gravenches sont de proches parentes, cette conclusion est sans intérêt. Il en est de même pour celles que l'on voudrait tirer de la dernière colonne.

Il y a aussi une indication pratique que l'on peut formuler, c'est que pour la pisciculture des Corégones, il est préférable de la pratiquer dans des établissements qui sont alimentés par de l'eau froide, puisque la mortalité des œufs est d'autant plus faible que la température est plus basse.

Enfin, des observations qui ne peuvent pas figurer dans le tableau, on peut déduire:

pour les Corégones, adultes ou alevins, l'anorexie n'existe pas; les alevins des Corégones se nourrissent, non seulement de zooplancton, mais aussi de phytoplancton; les ovules d'une même femelle ne sont pas tout à fait équivalents; après le gonflement de

l'œuf, qui suit immédiatement la fécondation, le diamètre de celui-ci peut être considéré comme sensiblement constant; la croissance des alevins d'une même ponte n'est pas absolument régulière.

APPENDICES PYLORIQUES

L'abondance du matériel mis à notre disposition par M. M. Vouga, inspecteur général de la pêche de Neuchâtel, nous a engagé à rechercher dans quelles proportions peut varier le nombre des appendices pyloriques chez les Poissons, chez les Corégones en particulier. Cette question n'est pas, nous en convenons, d'un intérêt capital; néanmoins il pouvait être utile de savoir si on trouverait là des caractères à employer en systématique. Celle des Corégones est des plus embrouillées et il est souvent difficile de s'y reconnaître parmi les nombreuses espèces, sous-espèces et variétés que l'on a tenté de décrire chez les Corégones de la Suisse. Notre matériel était donc abondant et il avait un autre avantage; les Palées et les Bondelles peuvent être considérées comme de « race pure », puisqu'on n'a jamais introduit dans le lac de Neuchâtel des Corégones étrangers, ce qui n'est pas le cas pour plusieurs lacs de la Suisse, le Léman en particulier dans lequel, aux Corégones autochtones (Féra et Gravenche) on a adjoint, pour tenter d'augmenter le rendement de la pêche, de nombreux Corégones étrangers (voir la note à la fin de cet article).

La numération des appendices pyloriques est un travail long et fastidieux et, avouons-le, nous ne l'aurions pas entrepris, si nous n'avions pas trouvé des aides bénévoles et consciencieux qui s'en sont chargés presque complètement.

Pour dénombrer les appendices pyloriques, il n'y a évidemment qu'une méthode, c'est de les arracher un à un et de les compter ensuite. Cet arrachement est très aisé; il suffit de saisir la base de l'appendice avec de petites pincettes et de tirer légèrement. L'opération est plus facile sur du matériel conservé au formol que sur du matériel frais.

Nous recevions, dans du formol, tout le tube digestif des Corégones, parfois accompagné des glandes génitales, ce qui nous a permis de rechercher s'il y avait une relation entre le sexe et le nombre des appendices.

Voici les résultats obtenus:

Bondelle (*Coregonus exiguus bondella* Fatio).

Nombre d'individus: 272 (femelles 101, mâles 107; à sexe inconnu 64).

Nombre moyen des appendices: 141,8 (minimum 100; maximum 199). Les nombres les plus fréquents sont 135, 149, 152 (9 fois) et 132 (12 fois). Ces chiffres ne s'éloignent pas beaucoup du nombre moyen.

Nombre moyen pour les femelles: 145,6; pour les mâles: 141,0.

Palée (*Coregonus schinzi palea* Cuv. et Val.).

Nombre d'individus: 70 (femelles 4, mâles 7; à sexe inconnu 59).

Nombre moyen des appendices: 189,2 (minimum 107, maximum 258).

Le nombre le plus fréquent, coïncidant avec le nombre moyen, est 190, chez 6 individus.

Nombre moyen pour les femelles: 177,0; pour les mâles: 132,0.

Pour les Bondelles, la différence entre les deux sexes est si minime qu'il vaut mieux n'en tirer aucune conclusion. Quant aux Palées, le nombre des individus, mâles et femelles, est trop faible pour qu'on puisse conclure. Sans insister, on peut cependant faire remarquer que, pour les deux espèces, c'est chez les femelles que le nombre des appendices est le plus élevé.

Pour des individus de même taille et de même sexe, il y a des différences de longueur assez sensibles entre les appendices pyloriques, mais, sans entrer dans le détail des mensurations faites, nous pouvons dire qu'il n'y a aucune relation entre les dimensions des appendices et leur taille; on aurait pu croire que lorsqu'ils étaient peu nombreux, ils étaient plus longs; or ce n'est pas le cas.

Nous donnons ci-dessous quelques chiffres se rapportant à des Corégones et à des Salmonides, cela simplement à titre documentaire, puisque le nombre des observations n'est pas suffisant pour tirer quelques conclusions; néanmoins nous remarquerons que chez les Truites *fario* et chez la Gravenche les femelles semblent posséder plus d'appendices pyloriques que les mâles.

Gravenche (*Coregones hiemalis* Jur.).

3 femelles, 183, 200 et 212 (moyenne 192).

1 mâle, 124.

Truite (*T. fario* L.).

Nombre d'individus: 70 (femelles 32, mâles 28; à sexe inconnu 10).

Nombre moyen des appendices: 49,5 (minimum 32, maximum 78).

Femelles: minimum 32, maximum 77, moyenne 43.

Mâles: minimum 35, maximum 59, moyenne 41.

Truite arc-en-ciel (*T. iridea* W. Gibb.).

10 individus, à sexe inconnu.

Minimum 30, maximum 70, moyenne 48.

Omble (*Salmo salvelinus* L.).

7 individus: 6 femelles, 1 mâle.

Nombre moyen: 26,6 (minimum 23, maximum 31).

Femelles: moyenne 26,2; mâle 29.

NOTE

A l'époque où Lunel publia sa belle monographie des Poissons du Léman il n'existait dans ce lac que deux espèces, que l'ont pourrait appeler « autochtones: la Féra (*Coregonus fera* Jur.) et la Gravenche (*C. hiemalis* Jur.). D'après Lunel, la première de ces espèces fraye à partir du 12 février, plutôt dans la profondeur, et la seconde, dès le commencement de décembre, sur le gravier du littoral, à une profondeur d'une trentaine de centimètres. Cela étant donné, il est peu probable que ces deux formes aient pu s'hybrider. Depuis 1881, on a introduit dans le Léman diverses espèces de Corégones étrangers et quelques-unes de ces espèces ont pu, comme nous le verrons plus loin, se croiser; Fatio du reste avait déjà prévu ces croisements et depuis lors l'expérience a prouvé qu'ils étaient possibles (voir: Kreitmann, *Le rempoissonnement du lac Léman*. Bulletin français de pisciculture, 1re année, p. 207, 1929). Il s'en est suivi que, à notre avis, il est actuellement impossible de déterminer avec certitude la plupart des Corégones du Léman. Il ne faut pas oublier non plus que les Corégones sont très plastiques; c'est-à-dire qu'ils subissent des modifications morphologiques et peut-être même physiologiques (époques de fraye), lorsqu'ils sont transportés dans un autre lac que leur lac

originel, cela après un relativement petit nombre de générations, comme cela a été observé sur les Corégones du lac de Sempach transportés dans le lac des Quatre-Cantons. Ces modifications ne sont certainement pas fixées et il est fort probable que si on replaçait ces Corégones modifiés dans leur lac d'origine, ils reprendraient peu à peu, au cours de générations successives, leur caractères primitifs.

Croisements et plasticité ont eu pour conséquence que la détermination des Corégones du Léman et d'autres lacs est quasiment impossible. Nous insistons encore une fois là-dessus, en répétant que le poisson que nous appelons Gravenche est le Corégone du Léman, qui fraye près de la rive, mais qu'aucun des nombreux individus que nous avons examinés ne peut être rapporté avec certitude à la Gravenche, telle que l'ont décrite Lunel et Fatio, ni à la Palée, ni d'ailleurs aux autres espèces étrangères introduites dans le lac.

Donnons maintenant quelques détails sur les introductions dans le Léman de Corégones étrangers. D'après Forel (*Le Léman*, vol. 3, p. 70, 1904), on a déversé dans ce lac, par les soins du Département fédéral de l'Agriculture, en 1881 et 1882, 14.000 alevins de grande Marène (*Coregonus maraena* Bloch), provenant des grands lac d'Allemagne et en, 1885-1886, 200.000 alevins de White Fish (*Coregonus albus* Fatio), provenant des lacs américains. Ce dernier poisson fraye dans la profondeur en octobre et novembre, mais le premier se reproduit en beine, dans le mois de décembre, et a pu, en conséquence, s'hybrider avec la Gravenche.

Les renseignements qui suivent sont dus à l'obligeance de M. S. Combe, expert forestier attaché au Service de la pêche du canton de Vaud; nous lui adressons ici tous nos remerciements. (On consultera aussi avec profit: S. Combe. *La pêche des Corégones dans le Léman*. Bulletin suisse de Pêche et de Pisciculture, 36e année, p. 133, 1935.)

Dans les eaux vaudoises du Léman ont été introduits de 1923 à 1931: 18.834.000 alevins de Palée (*Coregonus palaea* Cuv. et Val.) du lac de Neuchâtel; en 1927: 1.192.000 alevins de Blaufelchen (*C. wartmanni* Bloch, *coeruleus*) du Bodan; en 1925: 1.120.000 alevins d'Albeli (*C. wartmanni* Bloch, *dolosus*) du lac de Zoug. La première de ces espèces fraye en novembre dans la région littorale et a pu s'hybrider avec la Gravenche. Les deux autres espèces

effectuent leur fraye dans la profondeur, en novembre et décembre, et ont eu de ce fait-là, la possibilité de se croiser entre elles.

Dans les eaux françaises du Léman, on a déversé, de 1922 à 1926: 6.519.000 alevins de Lavarets (*C. lavaretus* L.) du lac du Bourget (voir Kreitmann, *loc. cit.*). Comme ce poisson fraye en beine, au mois de décembre, il a pu se croiser avec les Gravenches et les Palées, espèces qui, de même que les Marènes, ont été également utilisées pour le repeuplement des eaux françaises du Léman.

Pour être complet, ajoutons que dans les eaux genevoises il a été déversé de 1931 à 1943: 39.690.000 alevins de Corégones (Gravenches ?), incubés à la pisciculture de Versoix (propriété de la Société genevoise de pêche à la ligne) et que le Valais a également participé au repeuplement de notre lac en Corégones en y introduisant, de 1941 à 1943: 1.542.550 alevins.

En 1897, les Corégones représentaient le 68% de la pêche totale dans le Léman; cette proportion diminua rapidement pour arriver, en 1922, au 1,6%. Ce fléchissement désastreux du rendement de la pêche des Corégones engagea les services piscicoles des Etats riverains à procéder à des repeuplements en Corégones qui, à partir de 1921, augmentèrent dans de très fortes proportions, si bien que le total des alevins déversés, de 1921 à 1943, se monte à 68.977.550.

Les renseignements sur les repeuplements des eaux vaudoises nous ont été fournis par M. F. Grivaz, inspecteur cantonal des eaux et forêts, et par son adjoint, M. S. Combe; pour les eaux valaisannes, par le commandant de gendarmerie, M. Ch. Gollut; qu'ils soient tous les trois vivement remerciés de leur obligeance.

Quelle peut être la cause de cet apauvrissement catastrophique du peuplement en Corégones, il y a une vingtaine d'années ? Il est difficile de dire quelque chose de positif à cet égard et on en est réduit à des suppositions, dont l'une ne paraît pas invraisemblable: c'est la pêche intensive et abusive. On peut aussi se demander si le rendement de la pêche s'est accru proportionnellement aux repeuplements; proportionnellement, non; néanmoins, si l'on s'en rapporte à quelques pêcheurs et à Combe (*loc. cit.*) on peut estimer que ces déversements n'ont pas été faits en pure perte.

Tome 51, nº 10 — Avril 1944

Versuche zur Ermittlung des Beuteschemas an einem Hausmarder (*Martes foina*) und einem Iltis (*Putorius putorius*)

(aus dem Tierpark Dählhölzli in Bern)

von

Hans RÄBER

Wasen i./E.

Mit 5 Textabbildungen

INHALT

A. Einleitung 294

B. Versuche zur Ermittlung des Beuteschemas „Ei" beim Hausmarder 300

C. Vorläufige Versuche zur Ermittlung des Beuteschemas „Ei" beim Iltis 311

D. Versuche zur Ermittlung des Beuteschemas „Vogel":

I. Versuche mit dem Marder 313

II. Versuche mit dem Iltis 322

E. Der „Blutrausch" des Marders 322

F. Die einzelnen Handlungskomponenten beim Erwerb bewegter Beute 325

G. Beobachtungen über das Verhalten des Marders und des Iltis gegenüber anderen Beutetieren 326

H. Zusammenfassung der Hauptergebnisse 330

A. EINLEITUNG.

1. *Thema.*

In der vorliegenden Arbeit sollen diejenigen Merkmale an Ei und Vogel herausgefunden werden, auf die der Marder und der Iltis mit ihren Beuteerwerbsreaktionen reagieren. Der Begriff des Schemas wird im Sinne der v. Uexküll'schen Umweltlehre gebraucht (vergl. Brock 1939).

Die artspezifischen Triebhandlungen der Tiere werden meist durch ganz bestimmte Einzelreize oder Reizkombinationen ausgelöst. Manche dieser Reize beantwortet ein Tier angeborenermassen und nicht erst auf Grund von Erfahrungen. Zur Aufnahme einer solchen handlungsauslösenden Reizkombination muss es einen präformierten nervösen Mechanismus besitzen, den von Uexküll und seine Schule als „angeborenes Schema" bezeichnen. Tinbergen (1942) spricht von einem „angeborenen Auslösemechanismus".

Zu diesen Reizen kommen im Verlaufe des individuellen Lebens solche, die nicht unabhängig von aller Erfahrung handlungsauslösend wirken. Man bezeichnet den nervösen Auslösermechanismus, der diese, erst durch Erfahrung wirksamen Reizkombinationen aufnimmt, als „erworbenes Schema".

Wir können bei einem älteren Tier, dessen Erfahrungsschatz uns nicht bekannt ist, nicht mehr trennen, was zum angeborenen und was zum erworbenen Schema gehört. Wir können nur sagen: Diese oder jene Reizkombination repräsentiert für ein bestimmtes Tierindividuum zur Zeit der Untersuchung dieses oder jenes Objekt und löst eine bestimmte Verhaltensweise aus.

In diesem Sinne wurde in der vorliegenden Arbeit zunächst einmal untersucht, durch welche Reize Ei und Vogel im Beuteschema eines Marderindividuums repräsentiert sind. Dabei muss offenbleiben, welche Anteile dieser Reizkombinationen zum angeborenen und welche zum erworbenen Schema gehören.

Die Anregung zu den vorliegenden Untersuchungen erhielt ich von Herrn Prof. Dr. H. Hediger, Verwalter des Tierparks Dählhölzli in Bern. In zuvorkommender Weise erlaubte er mir, meine Untersuchungen im Tierpark durchzuführen. Für sein Entgegenkommen sei ihm an dieser Stelle bestens gedankt. Zu Dank ver-

pflichtet bin ich ferner Frau Pd. Dr. MEYER-HOLZAPFEL, die mir manchen wertvollen Hinweis bei der Durchführung der Versuche und bei der weitern Ausarbeitung gab.

Meine Beobachtungen am Marder wurden in der Zeit vom 27. April bis zum 15. Mai 1943 durchgeführt, einige Kontrollversuche im Juli und die weniger eingehenden, mehr als Ergänzung gedachten Versuche mit dem Iltis im September des gleichen Jahres. Von den Bildern wurden Abbildungen 1 und 3 von mir selbst, Abbildungen 2, 4 und 5 nach meinen Fotos vom Tiermaler Haynard, in Genf, dem ich besten Dank sage, gezeichnet.

Eine genauere Untersuchung über das Beuteschema des Marders liegt bisher nicht vor. Nur die zwei im folgenden genannten Arbeiten enthalten vereinzelte Beobachtungen und Versuche, sowie einige allgemeine Angaben über den Beuteerwerb dieses Tieres.

MÜLLERS (1930) Steinmarder wurde auf eine in den Käfig gesetzte Maus auf Grund von Schallwahrnehmungen aufmerksam. Er machte sich daraufhin an die Verfolgung; sein Suchen war durchaus olfaktorisch, der Gesichtssinn schien dabei keine Rolle zu spielen. Ein Haushuhn tötete er sofort. Auch F. SCHMIDT (1943) gibt an, dass der Marder „beim Beuteerwerb sich weitgehend von Geruchswahrnehmungen leiten und bestimmen lasse". An grössere Tiere macht sich nach F. SCHMIDT nur der Edelmarder *(Martes martes)*, während der Steinmarder *(Martes foina)* in der Regel schon den Katzen aus dem Wege geht.

2. *Die Versuchstiere.*

a) *Herkunft und Zahmheit.*

Über die Herkunft der Versuchstiere ist mir nichts Genaues bekannt. Der Marder wurde vor etwa zwei Jahren als ausgewachsenes Jungtier (♂) in den Tierpark Dählhölzli eingeliefert. Sein geräumiger Käfig (Länge 2,8 m, Breite 1,3 m, Höhe 1,8 m) steht in dem für das Publikum nicht zugänglichen Hof des Oekonomiegebäudes des Tierparks. Im Käfig befindet sich ein dicker Kletterast, der vom Boden schräg aufwärts gegen das Käfigdach ansteigt. Etwa in halber Höhe, zwischen Kletterast und Rückwand des Käfigs ist eine Holzkiste angebracht (Grösse 70×75×40 cm), die dem Marder als Heim dient (Abb. 1). Der Käfigboden ist mit Steinen bepflastert. Der Marder ist nicht eigentlich zahm. Näherte

ich mich um mehr als auf 5 m seinem Käfig, so suchte er fluchtartig die Kiste auf. Diese Fluchtdistanz hielt er immer inne. Anfassen liess er sich nicht. Berührte ich seine Kiste, so knurrte er. Einmal verschob ich den Kistendeckel, da sprang er mit lautem Kreischen gegen die Spalte und versuchte, mich in die Hand zu beissen.

Der Iltis kam im Mai 1943 als vollständig zahmes Tier in den Tierpark. Durch den Ortswechsel war er aber wieder sehr scheu geworden, so dass es unmöglich war, mit ihm zu arbeiten. Er

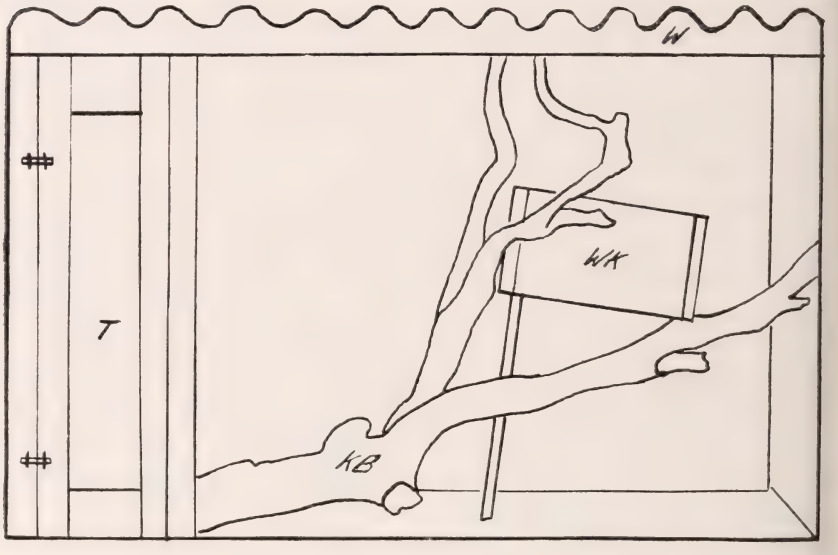


Abb. 1.
Vorderansicht des Marderkäfigs.
T = Türe, KB = Kletterbaum, WK = Wohnkiste, W = Wellblechdach.
Weitere Erklärungen im Text. (Nach Fotografie.)

schlief den ganzen Tag in einer Käfigecke und nahm nur während der Nacht Futter zu sich. Nach drei Monaten hatte er seine Scheu vollständig verloren und nahm nun wieder Futter aus der Hand. Sein Käfig war gleich gross wie derjenige des Marders, die Wohnkiste stand aber auf dem Boden. Der Iltis bevorzugte jedoch eine Käfigecke als Heim und schlief nur selten in der Kiste.

b) *Aktivitätszeiten und Bewegungsstereotypien.*

Morgens um 7 Uhr 30 begann ich in der Regel mit meinen Versuchen. Der Marder liess sich aber um diese Zeit noch leicht vergrä-

men, d. h. er kam oft, wenn ich seinen Käfig betreten hatte, eine Stunde lang nicht mehr aus seiner Kiste heraus. Gegen Mittag stieg seine Aktivität zusehends und erreichte ihren Höhepunkt zwischen 10 und 11 Uhr vormittags. Um diese Zeit war er besonders neugierig; er kam immer sofort aus seiner Kiste heraus, sobald ich den Käfig verlassen hatte. Seine Aktivität nahm dann aber von 11 Uhr an rapid ab. Von 12 bis 16 oder 17 Uhr konnte kaum mit ihm experimentiert werden. Um diese Zeit schlief er. Oft kam er auch schon von 10 Uhr an nicht mehr aus seiner Kiste und schlief dann bis gegen 15 Uhr. Hunger hatte insofern einen Einfluss, als er den Mittagsschlaf erheblich verkürzte und schon von 14 Uhr an wieder munter war. Am aktivsten war er aber immer zwischen 17 und 19 Uhr abends. Das war für mich insofern ungünstig, als um diese Zeit die Sonne nicht mehr in den Käfig schien, und das Fotografieren unter diesen Umständen erschwert war. Die gemachten Fotos waren denn auch durchwegs schlecht belichtet.

F. Schmidt (1943, S. 160) beobachtete die Marder zur Ranzzeit auch während der Nacht. Er gibt die Aktivitätszeiten wie folgt an: „... häufig erwachte erst mit zunehmender Dämmerung die Stätte zu geräuschvollem Leben. Gegen Mitternacht verebbten für ganz wenige Stunden Bewegung und Tätigkeit, verklangen Lärm, Schreien und Rufen, um dann kurz, ehe der Morgen anbrach, wieder aufzuleben."

Der Iltis schlief meistens den ganzen Tag, besondere Aktivitätszeiten waren bei ihm nicht festzustellen. Goethe (1940) gibt als Höhepunkt der Spiellust seines Iltisrüden die Zeit zwischen 18 und 19 Uhr abends an.

Wurde nicht mit dem Marder experimentiert, so lief er in den Zeiten seiner grössten Aktivität in einer Achterschleife auf dem Boden herum. Dabei wendete er sich meistens so, dass er am Gitter hochsprang und sich dann nach rückwärts überschlug. Die Bewegungen wurden anfänglich häufig unterbrochen, dann aber immer schneller ausgeführt, und in ihrem Höhepunkt wurde häufig ein Umweg über die Wohnkiste eingeschlagen. Hierauf brach er die Bewegungen unvermittelt ab, um vielleicht 5 oder 10 Minuten später erneut zu beginnen. Hunger oder Sattheit hatten auf den Ablauf dieser Bewegungsstereotypie keinen wesentlichen Einfluss; es schien mir zwar, als ob der hungrige Marder seinen Lauf öfter unterbreche, als wenn er gesättigt war. Ich sehe den Grund dieser

Bewegungsstereotypie in der mangelnden Gelegenheit, Beute zu machen. Wurde nämlich mit bewegten Attrappen oder lebenden Beutetieren experimentiert, so blieb der gewohnte Lauf meistens den ganzen Tag aus. Der Fall wäre ähnlich wie bei Versuchen von M. Holzapfel (1939 *a* und *b*), wo (bei einem Gürteltier) aus mangelnder Gelegenheit zur Befriedigung des Grabtriebes ebenfalls eine Bewegungsstereotypie entstanden ist.

Beim Iltis zeigten sich keine ähnlichen Bewegungsstereotypien; dagegen kletterte er zuweilen ohne äusseren Anlass über den Kletterast hinauf bis zur 1,8 m hohen Käfigdecke. Dies mag ein durch die Gefangenschaft bedingtes Verhalten sein, denn der Iltis kann als Bodentier nur schwerfällig klettern.

c) *Hunger und Sattheit.*

War der Marder satt, so ging er in der Regel eine unbewegte Beute nicht an. Ausnahmen kamen etwa vor, wenn Eier geboten wurden. Dagegen fiel er auch nach einer reichlichen Mahlzeit eine lebende Beute oder eine bewegte Attrappe mit der grössten Heftigkeit an. Es bewahrheitet sich hier der Satz, den Lorenz (1937, S. 316) allgemein über das Verhalten der Raubtiere sagt: „Die Lust zum Jagen aber, die Appetenz nach den betreffenden Instinkthandlungen tritt durchaus unabhängig von der Ernährung des Tieres auf.“ War der Marder aber hungrig oder nur halbwegs satt, so nahm er Fleischstücke, Eier und unbewegte Attrappen an und schleppte sie in seine Kiste.

Der Ernährungszustand des Iltis konnte weniger gut kontrolliert werden, weil er oft recht beträchtliche Vorräte in den Hobelspänen versteckt hatte. Er verschmähte aber die gebotenen Fleischstücke sozusagen nie, so dass eine Abhängigkeit seines Verhaltens vom Ernährungszustand nicht beobachtet werden konnte.

d) *Das Eintragen.*

Fleischstücke, Eier und Attrappen trug der Marder in der Regel zuerst in seine Kiste, bevor er mit Fressen begann. Das gleiche Verhalten zeigte auch der Iltis. Er trug jedoch die Beutestücke nicht im Fang weg, sondern er nahm sie unter die Vorderpfoten und rutschte dann damit rückwärts in sein Versteck. Eier rollte er manchmal vor sich her. Fleischstücke vergrub er regelmässig in den Hobelspänen, was der Marder nie tat.

Dieser Trieb zum Eintragen scheint eine Eigentümlichkeit der Musteliden überhaupt zu sein. GOETHE (1940) beobachtete ihn schon am 48 Tage alten Iltis; MÜLLER (1930) gibt an, dass der von ihm beobachtete Hausmarder *(Martes foina)* auch biologische bedeutungslose Gegenstände in sein Heim trug.

Bald fiel mir jedoch auf, dass der Marder nur Beutestücke von einer gewissen Grösse an in seine Kiste trug, andere aber gleich am Fundorte frass, so z. B. Spatzeneier (Gewicht 3 g), ebenso ein Lachtaubenei (Gewicht 9 g). Nicht eingetragen hat er ferner junge, ca. 4 Tage alte Spatzen; auch eine Eidechse frass er gleich am Boden. Ich prüfte nun nach, welches Gewicht eine Beute haben musste, um vom Marder eingetragen zu werden. Zu diesem Zwecke schnitt ich verschieden grosse Stücklein Pferdefleisch, die ich ihm dann nacheinander bot. War nun der Marder hungrig, so frass er Stücke bis zu 15 g gleich am Boden, war er jedoch halbwegs satt, so trug er schon Stücke von 10 g in die Kiste, Stücke von 5—8 g frass er aber auch jetzt noch am Fundort. Allgemein kann gesagt werden, dass Beutestücke, die mehr als 15 g wiegen, wohl immer zuerst ins Heim geschleppt und erst dort verzehrt, Stücke leichter als 10 g in der Regel jedoch gleich an Ort und Stelle gefressen werden. Bei Stücken zwischen 10 und 15 g kommt es auf den Hungergrad des Marders an. Ist er stark hungrig, so können sie noch am Fundorte gefressen werden; ist sein Hungergefühl jedoch nicht gross, so trägt er auch Stücke von 10 g noch in die Kiste. Diese Feststellungen decken sich mit den Beobachtungen HERTERS (1940), dessen Mauswiesel *(Mustela nivalis)* Mehlwürmer immer sofort verzehrte, grössere Beutestücke aber zuerst wegschleppte. Mit dem Iltis wurden in dieser Hinsicht keine Versuche gemacht.

e) *Beuteerwerb.*

Gegen leblose Beute ging der Marder immer schleichend in geduckter Stellung und ohne Sprung an. Diese Stellung zeigte er auch beim Anschleichen unbekannter Gegenstände. Bei lebender Beute und bewegten Attrappen zeigte er aber einen ausgesprochenen Katzenbuckel. Diese Haltung war jedenfalls immer die Ausgangsstellung zum Sprung auf die Beute. War ihm eine Attrappe zu gross, so umkreiste er sie, wobei er sich abwechselnd zu Boden duckte und nachher wieder einen Katzenbuckel machte; es zeigte sich anschaulich der Widerstreit von Furcht und Lust zum Angriff.

Der Angriff auf eine Attrappe erfolgte meistens in ihre Schmalseite, grösseren Vogelattrappen sprang er oft auf den Rücken. Eine lebende Ratte, ein Meerschweinchen und eine Eidechse tötete er durch einen Biss in den Kopf, ebenso vier junge Spatzen. Eine ausgewachsene, lebende Taube und einen Frosch biss er in den Rücken. Soweit ich beobachten konnte, wurden die Beutetiere immer am Kopf angeschnitten (10 Fälle).

F. Schmidt (1943, S. 237) gibt an, dass die Beute von den Mardern immer im Sprung gefasst wird, und zwar versuchen sie, kleinere Beutetiere „durch einen Sprung von oben her mit den Vorderpfoten niederzudrücken und ihnen durch einen Griff und Biss in die Halsgegend die Wirbel zu zerbrechen".

Der Iltis biss ein lebendes Meerschweinchen in die Nase. So hielt er das sich heftig wehrende Tier fest, bis die Zuckungen aufhörten. Hierauf schleppte er es in eine Ecke und vergrub es in den Hobelspänen. Auch er zeigte vor dem Angriff den charakteristischen Katzenbuckel.

B. VERSUCHE ZUR ERMITTLUNG DES BEUTESCHEMAS „EI" BEIM HAUSMARDER.

In seiner Arbeit über Musteliden (1930) beschreibt Müller das Verhalten seines Steinmarders *(M. foina)* im Abschnitt „Sammeln" wie folgt: „Neu war mir, dass dieser Sammeltrieb sich auch auf biologisch bedeutungslose Gegenstände, wie Steine, Holzstückchen, ein Porzellanei, meinen Siegelring, Handschuhe und dergleichen erstreckte." Es schien nur jedoch möglich zu sein, dass besonders die erstgenannten Dinge für den Marder gar nicht bedeutungslos waren, sondern irgendwie in ein Beuteschema „Ei" hineinpassen konnten.

Bot ich dem Marder ein Hühnerei, so näherte er sich ihm schleichend und flach auf den Boden geduckt, wobei er das Ei unverwandt anschaute. War er nahe genug, so fasste er es rasch mit dem Fang am spitzen Pol, durchbiss die Schale und trug das Ei in die Kiste. Eine Kontrolle ergab, dass die Reisszähne die Eischale durchdrangen, ohne dass die Schale daneben zerbrach. Es zeigten sich um den spitzen Eipol herum vier kleine Löcher, wie mit einem Bohrer gemacht. Es ist möglich, dass die Schale oft nicht einmal

durchbissen wurde, und die Zähne an der porösen Kalkschale genügend Halt fanden. Jedoch kam es auch vor, dass die Schale zerbrach, und dem Marder das Ei entfiel. In diesem Falle frass er es gleich an Ort und Stelle.

In den folgenden Versuchen sollte nun festgestellt werden, welche optischen, tastlichen und geruchlichen Merkmale wir einer Attrappe geben müssen, damit sie für den Marder die Bedeutung Ei hat und infolgedessen die entsprechenden Beuteerwerbshandlungen auszulösen vermag. Dabei sind, entsprechend dem Verhalten des Marders gegenüber einem echten Hühnerei, auch bei seinem Handeln gegenüber der Attrappe, auseinanderzuhalten: Wahrnehmen, Anschleichen, lokales Durchbeissen der „Ei"-Schale am spitzen Pol und Eintragen in die Kiste.

In den Versuchen wurden folgende Objekte verwendet:

1. Drei weisse Porzellaneier mit den Gewichten 45 g, 45 g und 40 g. Sie entsprachen in Grösse, Form und Farbe echten Hühnereiern, waren aber 10 bis 15 g leichter, geruch- und geschmacklos und hatten eine vollständig glatte Oberfläche, an der die Reisszähne des Marders keinen Halt finden konnten und die er auch nicht durchbeissen konnte.

2. Verschieden gefärbte Porzellaneier. Die Eier wurden mit Wasserfarbe bemalt, und zwar so, dass die weisse Grundfarbe nicht mehr durchschimmern konnte. Verwendet wurden ein karminrotes, ein dunkelblaues, ein grünes, ein violettes und ein vollständig schwarzes Ei, ferner Eier mit verschiedenen auffälligen Farbenmustern, wie z. B. ein Ei mit einem schwarz-weissen Schachbrettmuster, oder mit einem gelb-blauen Streifenmuster.

Diese Attrappen hatten normale Eiform und Eigrösse, unterschieden sich jedoch in bezug auf Farbe und Helligkeit, eventuell auch Geruch und Geschmack (Wasserfarbe) von echten Hühnereiern.

3. Vier Hühnereier mit verschiedenen biologischen Düften. Ein Ei wurde an einem alten Zwergziegenbock gerieben und stank nach menschlichen Begriffen unausstehlich. Ei Nr. 2 rieb ich an einem Ponyhengst, es trug nachher deutlich wahrnehmbaren Pferdegeruch. Ei Nr. 3 legte ich 4 Stunden lang einer brütenden Henne unter, es hatte nachher deutlich wahrnehmbaren Hühnergeruch. Ei Nr. 4 rieb ich gründlich mit Pferdemist ein, bis es ganz braun war. Diese Eier entsprachen in bezug auf Form und Grösse, z. T. auch in der Farbe echten Hühnereiern, Ei Nr. 1, 2 und 4 trugen aber vom normalen Eigeruch stark abweichende Düfte. Das Kontrollei Nr. 3 mochte wohl geruchlich wie geschmacklich einem echten Hühnerei sehr nahe kommen.

4. Ein blaugefärbtes, echtes und ein ungefärbtes, braunschaliges, frisches Hühnerei. Sie wichen in der Farbe von den üblichen weissen Hühnereiern ab, trugen daneben aber alle Merkmale eines echten Hühnereis.

5. Ein hölzerner Kegelstumpf, von der Grösse eines Hühnereis, der sechs Stunden lang einer brütenden Henne unterlegt wurde. Diese Attrappe war von heller Farbe, trug deutlich wahrnehmbaren Hühnergeruch, wich aber in Form und Oberflächenbeschaffenheit stark von einem echten Ei ab.

6. Eine Steinkugel von 3,5 cm Durchmesser und leichter als ein Hühnerei, ferner ein mit Tuch überzogener Tennisball von 6 cm Durchmesser, ferner ein Holzzylinder (Länge 6 cm, Durchmesser 5 cm, Gewicht 52 g), ein Kegelstumpf (Länge 7 cm, mittlerer Durchmesser 5,5 cm, Gewicht 45 g), ein achteckiger Hölzzylinder (Länge 8 cm, Durchmesser 5,8 cm, Gewicht 55 g). Wie spätere Versuche jedoch zeigten, war diese letzte Attrappe bereits zu gross, um vom Marder noch als Ei behandelt zu werden. Diese Attrappen waren alle weiss bis gelblich-weiss, mit Ausnahme der letzten nicht wesentlich grösser als ein Ei, wichen aber in der Form mehr oder weniger von der Eiform ab und trugen alle einen Fremdgeruch; ferner fehlte ihnen die glatte Oberfläche.

7. Ein hühnereigrosses Holzei mit rauher Oberfläche und ein hartgesottenes, entschaltes Hühnerei. Die erste Attrappe glich in bezug auf Form, Farbe und Grösse einem echten Hühnerei, trug aber Holzgeruch und hatte eine rauhe Oberfläche. Die zweite Attrappe dagegen hatte alle Merkmale eines echten Hühnereis bis auf die veränderte Oberfläche, die feucht und bedeutend glatter, zudem weich und nicht brüchig war.

8. Eier mit verschiedenen Geschmacksqualitäten. Zu diesem Zwecke bohrte ich fünf mittelgrosse Hühnereier mit einem Eierbohrer an. Die Eier wurden ausgeblasen, nachher mit Wasser mehrmals gründlich ausgespült, dann mit Gelatine gefüllt, die in folgenden Lösungen aufgekocht worden war:

Ei Nr. 1 in 1%iger Chininlösung (Ch. hydrochloricum). Die Gelatine schmeckte sehr bitter.
Ei Nr. 2 in 10%iger Zuckerlösung.
Ei Nr. 3 in 5%iger Kochsalzlösung.
Ei Nr. 4 in 20%iger Essiglösung; das Ei roch sehr stark nach Essig.
Ei Nr. 5 Gelatine rein, also geruch- und geschmacklos.

9. Ein ausgeblasenes Hühnerei. Dieses trug die optischen, geruchlichen und tastlichen Merkmale „Ei", unterschied sich jedoch von einem echten Hühnerei durch sein geringes Gewicht.

10. Vier Spatzeneier *(Passer domesticus)*, Gewicht 3 g; ein Lachtaubenei *(Streptopelia risoria)*, Gewicht 9 g; ein Stockentenei *(Anas*

platyrhyncha), Gewicht 55 g; ein Nilgansei *(Alopochen aegyptiacus)*, Länge 7,2 cm, Durchmesser 5,5 cm; ein Höckergansei *(Cygnopsis cygnoides)*, Länge 7,7 cm, Durchmesser 5,5 cm.

Alle Eier waren frisch und mit Ausnahme der Spatzeneier alle weiss; von Hühnereiern unterschieden sie sich nur durch die verschiedenen Grössen und Gewichte.

Mit diesen verschiedenen Eiern und Attrappen wurden nun die folgenden Versuche gemacht und jeder Versuch mehrmals wiederholt, ausgenommen die Versuche mit den Eiern von Typus 8; hier wurde nur je ein Versuch gemacht. Die Versuche sind entsprechend der Nummerierung der einzelnen Objektgruppen mit römischen Ziffern bezeichnet.

I. *Die weissen Porzellaneier.*

Der Marder behandelte ein weisses auf dem Boden des Käfigs liegendes Porzellanei genau gleich wie ein echtes Hühnerei. Wie dieses versuchte er auch ein Porzellanei am spitzen Pol zu fassen und in die Kiste zu tragen. Meistens gelang es ihm auch, die Eier zu fassen und über den Boden zu tragen. Beim Sprung vom Boden zur Kiste hinauf entfielen sie ihm aber regelmässig, weil seine Zähne an dem harten und glatten Porzellan nicht genügend Halt fanden. Er kehrte dann sofort zu dem entfallenen Ei zurück und versuchte es zu öffnen, wobei er es oft sehr heftig benagte. (Es mag hier erwähnt sein, dass ein Fuchs ein Porzellanei glatt durchbiss.) Nur ein einziges Mal gelang es dem Marder, ein Porzellanei in die Kiste zu tragen.

Diese Unfähigkeit des Marders, die Porzellaneier in die Kiste zu bringen, erleichterte mir meine Versuche ausserordentlich; denn wie ich schon in der Einleitung erwähnte, ging der gesättigte Marder nicht leicht an leblose Beute, was auch für Eier galt. Es wären deshalb pro Tag höchstens drei bis vier Versuche mit fressbaren Eiern möglich gewesen. So konnte nun, statt mit echten Hühnereiern, mit Porzellaneiern experimentiert werden. In der Folge zeigte es sich sogar, dass der Marder ein weisses Porzellanei einem dunkler gefärbten echten Hühnerei vorzog. Schon dieses Verhalten beweist, dass eine geruchliche Prüfung dieser Beute nicht wesentlich ist und dass die Angabe Müllers (1930), wonach der Geruch die Hauptrolle beim Beuteerwerb spielt, zumindest für die Erbeutung von Eiern nicht gelten kann.

II. *Die gefärbten Porzellaneier.*

In seiner bereits erwähnten Arbeit hat MÜLLER Versuche mit gefärbten Eiern gemacht. Er stellte dabei fest, dass die Farbe beim Erkennen der Eier offenbar ganz nebensächlich ist. Über das Farbensehen des Marders liegen bis jetzt keine Untersuchungen vor; es steht also nicht fest, ob der Marder die verschiedenen Farben als solche oder nur als Helligkeitsunterschiede sieht. Da MÜLLER (1930) beim Iltis eine weitgehende Farbenschwäche festgestellt hat, erscheint es zumindest als wahrscheinlich, dass auch der Marder nur Helligkeiten unterscheidet.

Zuerst legte ich dem Marder die einfarbigen Eier nacheinander einzeln in den Käfig, später dann auch mehrere miteinander. Der Marder nahm die Eier in allen Versuchen (je drei Versuche pro Farbe) ohne Zögern an. Er versuchte, sie in die Kiste zu schleppen, seine Zähne fanden aber an dem harten Porzellan zu wenig Halt, so dass ihm die Eier beim Sprung vom Boden in die Kiste regelmässig entfielen. Er kehrte dann zu ihnen zurück und versuchte, sie zu öffnen. Konnte er die Eier am Fundort nicht gleich richtig packen, so versuchte er, die Schale aufzubrechen; dabei hielt er die Eier zwischen den Vorderpfoten und nagte intensiv an ihnen, das Knirschen seiner Zähne auf dem Porzellan war oft deutlich zu hören. Da die Schale natürlich nie brach, liess er die Eier nach einiger Zeit liegen.

Wesentlich anders verhielt sich der Marder gegenüber dem schwarz gefärbten Ei, das auf den Deckel der Heimkiste gelegt worden war. Er lag etwa 5 Minuten lang ebenfalls auf dem Kistendeckel direkt neben dem Ei, ohne es jedoch zu beachten. Hierauf ging er in seine Kiste, kam aber gleich wieder hervor und legte sich hinter das Ei, fasste es jedoch weder mit den Pfoten noch mit den Zähnen. Er beschnüffelte es nicht einmal. Nach einer halben Stunde nahm ich das Ei weg. Der Versuch wurde später noch einmal wiederholt, das Ergebnis war genau gleich.

In zwei weiteren Versuchen wurden dem Marder die gefärbten Eier miteinander zur freien Wahl geboten. Sie lagen auf dem Boden, nahe dem Gitter des Käfigs, in Abständen von je ca. 10 cm, alle gleich weit von der Kiste entfernt. Das Tier versuchte nacheinander alle Eier in sein Heim zu tragen und wählte in beiden Versuchen in der Reihenfolge grün, blau, violett, dunkelrot. Diese Reihenfolge

entsprach dem Helligkeitswert der betreffenden Eifärbungen. Eine gleiche Wahl nach Helligkeitsstufen konnte auch in anderen Versuchen festgestellt werden. Das Tier scheint sich also bei seiner Eierwahl nicht nach der Farbe, sondern nach der Helligkeit der verschiedenen Eier zu richten. Wie weit es sich hier um angeborenes Verhalten handelt, ist schwer zu sagen. Da der Marder vor Beginn der Versuche immer nur weisse Hühnereier zu fressen bekam, könnte die Bevorzugung der helleren Eier ein Lernergebnis sein, also zu dem „erworbenen Schema" gehören. In vier weiteren Versuchen wurden die mehrfarbigen Eier geboten. Auch diese wurden vom Marder ohne Zögern angenommen. Mit den einfarbigen zusammen zur freien Wahl angeboten, zeigte der Marder wiederum eine Bevorzugung der helleren Eier.

Die Tatsache, dass das Tier sowohl farbige wie weisse Eier annimmt, ist biologisch durchaus sinnvoll, denn in der freien Wildbahn fallen dem Marder wohl ebenso oft farbige wie weisse Eier zur Beute. Dass er das schwarze Ei ablehnte, lässt sich vielleicht so erklären, dass „schwarz" und „Eiform" nie miteinander verbunden als Beute vorkommen und deshalb im Beuteschema des Marders fehlen.

Ein Rückschluss auf die Fähigkeit des Farbensehens ist natürlich anhand dieser Versuche nicht erlaubt.

III. *Eier mit verschiedenen Düften.*

Es soll in dieser Versuchsreihe die Rolle des Geruchs im Beuteschema „Ei" überprüft werden, insbesondere, ob dem Vogelgeruch (Hühnergeruch) dabei eine wesentliche Rolle zukommt.

Alle vier Eier der Gruppe 3 bot ich dem Marder dreimal miteinander zur freien Wahl an. Er zog das Ei mit dem Ziegengeruch in allen drei Fällen den andern Eiern vor. Merkwürdigerweise verhielt sich ein Fuchs unter den gleichen Versuchsbedingungen genau gleich. Es zeigte sich also keine Bevorzugung des Eis mit dem Hühnergeruch. Möglich wäre immerhin, dass ein spezifischer Eigeruch den andern Düften vorgezogen würde.

IV. *Farbige, echte Hühnereier gegen weisses Porzellanei, also Eigeruch gegen Helligkeit.*

Die Versuche unter II und III zeigten, dass weder Farbe noch Geruch im Beuteschema Ei eine wesentliche Rolle spielen, wohl aber die Helligkeit.

Es soll nun geprüft werden, wie weit der spezifische Eigeruch im Schema Ei von Bedeutung ist und ob er die fehlende Helligkeit eines Objektes zu ersetzen vermag.

Zur Prüfung dieser Fragen bot ich dem Marder die Eier der Gruppe 4 zusammen mit einem geruchlosen, weissen Porzellanei zur freien Wahl an. Er wählte in drei Versuchen stets das weisse Porzellanei, obschon er vorher auch das blaue und das braunschalige Hühnerei beschnüffelt hatte. Hier mag eine Selbstdressur auf weisse Eier vorliegen; die Versuche zeigen aber deutlich, dass der spezifische Eigeruch für den Marder nicht ausschlaggebend ist.

Zur weiteren Prüfung dieser Annahme machte ich noch folgenden Versuch:

V. *Kegelstumpf mit Hühnergeruch (5) gegen Ei mit Pferdemistgeruch* (Ei Nr. 4 der Gruppe 3).

Beide Objekte wurden dem Marder miteinander zur freien Wahl angeboten. Er beschnüffelte zuerst den helleren Kegelstumpf mit dem Hühnergeruch, sah dann aber offenbar plötzlich das dunkelbraune Hühnerei und beschnupperte nun dieses sehr eingehend. Vom Ei ging er zurück zum Kegelstumpf und dann wieder zum Ei, packte es mit den Zähnen und trug es in die Kiste. Der Versuch wurde einen Tag später wiederholt, diesmal wählte der Marder ohne Zögern das Ei.

Diese Versuche zeigen eindeutig, dass der Form eine wesentlich grössere Bedeutung zukommt als dem Geruch.

Aus den Versuchen unter III bis V zu schliessen ist das Schema „Ei" zur Hauptsache ein Formschema. Bleibt die Eiform gewahrt, so spielen weder Farbe noch Geruch eine wesentliche Rolle, hingegen darf das Objekt nicht vollständig schwarz sein.

Dass die verschiedenen Düfte den Marder nicht hinderten, ein Ei zu erbeuten, hat wohl seinen biologischen Sinn. Vor allem werden die Eier der verschiedenen Bodenbrüter während der Brutzeit die mannigfaltigsten Gerüche annehmen, ich denke hier besonders an solche, die auf feuchten Wald- oder Moorboden gelegt und vom Brutvogel beim Verlassen des Nestes überdies noch mit fauligen Pflanzenteilen zugedeckt werden. Solche Eier werden sicher ihren spezifischen Eigeruch verlieren und mehr oder weniger den Geruch des Nestgrundes annehmen.

VI. *Verschieden geformte Attrappen* (Gruppe 6).

Die Versuche I—V weisen schon auf die grosse Bedeutung der Eiform im Beuteschema Ei des Marders hin. In den folgenden Versuchen soll nun untersucht werden, wie weit wir die Eiform abändern dürfen, ohne dass die Attrappe für den Marder die Bedeutung Ei verliert.

Zuerst legte ich dem Marder einen ca. hühnereigrossen Holzzylinder in den Käfig. Er beschnupperte den Zylinder kurz, wie er das überhaupt mit jedem neuen Gegenstand tut, liess ihn dann aber liegen. Die Steinkugel von 3,5 cm Durchmesser interessierte ihn schon wesentlich mehr. Mit den Vorderpfoten rollte er sie ein wenig zur Seite, biss aber nicht hinein und versuchte nicht, sie fortzutragen, ein Zeichen dafür, dass sie keinen Beutewert besass. Den Kegelstumpf liess er wiederum, wie schon in der vorherigen Versuchsreihe, liegen.

Am andern Tag bot ich ihm sämtliche unter 6 aufgeführten Attrappen miteinander zur freien Wahl an. Dazu legte ich noch das unter 7 beschriebene, hühnereigrosse, rauhe Holzei. Beachtet wurden vom Marder nur das Holzei und der Tennisball, weder das eine noch den andern versuchte er jedoch in die Kiste zu tragen. Hierauf legte ich ein Porzellanei zu den übrigen Attrappen; dieses versuchte er nun einzutragen. Als ihm dies nicht gelang, benagte er das Porzellanei längere Zeit recht intensiv.

VII. *Holzei mit rauher Oberfläche.*

Mit dieser Attrappe sollte überprüft werden, wie weit taktile Merkmale im Schema Ei von Bedeutung sind.

Das Holzei fasste er einmal mit den Zähnen, liess es dann aber sofort wieder fallen. Später musste er aber das Ei doch benagt haben, denn es wies, als ich es aus dem Käfig nahm, deutliche Zahnspuren auf. Wesentlich ist jedoch, dass er das Holzei nicht in die Kiste trug, obschon ihm dies sicher keine Mühe gemacht hätte.

Ein gesottenes, entschaltes Ei wurde von ihm ohne Zögern angenommen und in die Kiste getragen.

Aus diesen Versuchen zu schliessen ist das Formschema „Ei" für den Marder annähernd gleich wie für den Menschen. Eine glatte Oberfläche scheint ebenfalls darin enthalten zu sein.

VIII. *Eier mit verschiedenen Geschmacksqualitäten.*

Dass der Prüfung der Eier durch den Geschmacksinn keine grosse Bedeutung zukommen kann, ergibt sich schon aus der Art und Weise, wie der Marder die Eier erbeutet. Er macht beim Fassen mit den Reisszähnen so kleine Löchlein in die Eischale, dass eine Geschmacksempfindung fast ausgeschlossen ist; zudem erbeutet er ja auch geschmacklose Porzellaneier. Um die Frage aber restlos abzuklären, stellte ich die unter 8 beschriebenen Eier mit verschiedenen Geschmacksqualitäten her. Ich bot sie dem Marder nacheinander einzeln an. Sie wurden alle erbeutet und in die Kiste getragen. Das Ei Nr. 4 (Essig) brach beim Sprung in die Kiste; der Marder kehrte aber zu ihm zurück und untersuchte den Inhalt. Dies beweist erneut, wie wenig es auf die geruchliche Empfindung ankommt, denn das Ei roch stark nach Essig. Der Marder brach in der Kiste sämtliche Eier auf; von der gezuckerten Gelatine hat er einen grossen Teil gefressen. Nur ganz wenig aufgebrochen hat er das Ei mit dem Chinin. Eine Prüfung des Eiinhaltes durch den Geschmacksinn erfolgt also erst unmittelbar vor dem Fressen.

IX. *Ausgeblasenes Hühnerei.*

Das vollständig leere Ei packte der Marder am spitzen Pol und trug es in die Kiste. Es ist daraus zu schliessen, dass das Eigewicht im Schema keine grosse Rolle spielt. Leider wurden keine Versuche mit zu schweren Hühnereiern gemacht.

X. *Eier verschiedener Grössen* (Gruppe 10).

Diese Versuche dienten zur Ermittlung der oberen Grenze der Eigrösse im Beuteschema „Ei".

Die verschiedenen Eier wurden nacheinander in der Reihenfolge ihrer Grössen geboten. Angefangen wurde mit den vier Spatzeneiern. Diese frass der Marder gleich an Ort und Stelle, der Sammeltrieb wurde durch diese Beutegrösse nicht ausgelöst. Ebenso wurde das Lachtaubenei gleich am Boden gefressen. Das Stockentenei, das dem Hühnerei an Grösse sehr ähnlich ist (Gewicht 55 gr), trug der Marder in die Kiste; beim Nilgansei (Länge 7,2 cm, Durchmesser 5,5 cm) gelang ihm dies schon nicht mehr. Er benagte das Ei lange Zeit recht intensiv, jedoch ohne Erfolg, d. h. er vermochte die Schale nicht durchzubeissen und konnte infolgedessen

das Ei auch nicht in die Kiste tragen. Das Ei der Höckergans (Länge 7,7 cm, Durchmesser 5,5 cm) beachtete er weiter nicht mehr; er beschnupperte es wohl, versuchte aber nicht, es fortzutragen. Die obere Grenze des Beuteschemas „Ei" liegt offenbar beim Ei von 7,2 cm Länge und 5,5 cm Durchmesser; grössere Formen werden nicht mehr als Eier angesprochen. Dieses Verhalten ist biologisch richtig, denn der Marder vermag ja das Ei der Nilgans nicht mehr zu öffnen; grössere Formen sind aus diesem Grunde für ihn von vornherein wertlos und dementsprechend in seinem Beuteschema auch nicht mehr enthalten.

Zusammenfassend lässt sich über das Beuteschema „Ei" des untersuchten Steinmarders sagen:

Ausschlaggebend sind Eiform und Eigrösse, z. T. auch die Helligkeit. Die Eiform muss wahrscheinlich streng gewahrt bleiben; kugelige Formen und Formen mit Kanten werden nicht mehr als Eier angenommen, auch wenn sie unter der oberen Grössengrenze liegen (z. B. Tennisball 6 cm, Holzzylinder 6 cm, Kegelstumpf 7 cm; beim Tennisball könnte jedoch auch die rauhe Oberfläche eine Rolle gespielt haben.). Die obere Grenze für die Eigrösse liegt beim Ei von 7,2 cm Länge (Ei der Nilgans).

Bei gefärbten Eiern wählte der Marder wahrscheinlich nur nach dem Helligkeitswert und nicht nach der Farbqualität. Ein schwarzes Ei beachtete er überhaupt nicht, so dass anzunehmen ist, dass die schwarze Farbe die Wirkung der Eiform aufhebt. Es bleibt immerhin die Frage offen, ob der Marder das schwarze Ei überhaupt hat wahrnehmen können oder nicht. Wie weit im Beuteschema „Ei" meines Marders Lernergebnisse vorliegen, kann ich nicht entscheiden, weil der Marder schon vor Beginn der Versuche häufig Hühnereier zu fressen bekam.

Keine Rolle spielen Geruch und spezifischer Eigeschmack.

Ein Zusammenspielen verschiedener Sinnesorgane nach dem Prinzip der doppelten Sicherung (Wunder 1927) gibt es beim Erbeuten von Eiern durch den Marder nicht, oder doch nur in beschränktem Masse. Dahin gehört etwa das Überprüfen der Oberflächenbeschaffenheit durch den Tastsinn. Gegenstände mit rauher Oberfläche werden unter Umständen liegen gelassen, wie der Versuch mit dem Holzei beweist, das anfänglich liegen gelassen, später

aber doch noch benagt wurde. Als auslösendes Schema der Erbeutungsreaktionen wirkt offenbar vor allem das optische Bild der Eiform.

Es ergibt sich aus dem Gesagten folgende Reihe der verschiedenen Auslöser und ihrer zugehörigen Handlungen:

1. Optisches Wahrnehmen der Eiform und -grösse: Der Marder nähert sich schleichend dem Ei (Rücken flach).
2. Prüfen der Oberfläche durch den Tastsinn (ob rauh oder glatt) und der Durchbeissbarkeit: Packen des Eies mit den Zähnen, lokales Durchbeissen der Eischale am spitzen Pol und Eintragen der Beute in das Heim (nur wenn das Gewicht etwa 10 g übersteigt).
3. Aufbrechen der Schale und Prüfen des Inhaltes durch den Geschmacksinn: Fressen.

Reaktionsauslösende Merkmale sind demnach: Eiform (Eigrösse unter 7,7 cm), glatte Oberfläche, Durchbrechbarkeit der Eischale. Fällt eines dieser Merkmale aus, so wird der Ablauf der Beuteerwerbshandlungen an der entsprechenden Stelle abgebrochen, und der Marder schenkt dem Gegenstand weiter keine Beachtung mehr.

Man könnte den Einwand geltend machen, der Marder gehe meistens des Nachts auf Raub aus, deshalb könne der optischen Orientierung beim Erbeuten der Eier unmöglich eine so grosse Bedeutung zukommen. Dem sind die Ausführungen F. Schmidts (1943, S. 219—221) gegenüberzustellen: „Es ist wohl anzunehmen, dass es (nämlich das Auge) eine gute Anpassung an das Dämmerungs- und Nachtsehen aufweist. Jedenfalls ist der Marder instand gesetzt, auch in der Dämmerung und Dunkelheit recht gut zu sehen.“ In Zusammenhang damit muss wohl daran gedacht werden, dass der Marder zu Eiern im Nest durch optische und geruchliche Nest-Merkmale geführt werden und so zu den Eiern gelangen könnte. Ob in diesem Falle Teile des obigen Ei-Beuteschemas wirksam sind, bleibt eine offene Frage. Versuche hierüber liegen bisher nicht vor.

Zum Abschluss dieser Versuchsreihe seien noch kurz die Versuche erwähnt, die Ph. Schmidt (1943) machte, um die Nesträuber der Singdrosseln festzustellen. So wurden seine künstlichen Drossel-

eier aus Gips zweimal von einem Eichhörnchen geraubt, trotzdem sie deutlich nach Spritlack rochen. Auch hier scheinen optisch-taktile Reize als Auslöser zu wirken. Eichelhäher zerhackten die Gipseier so, dass neue gegossen werden mussten. Es wäre allerdings auch hier möglich, dass das Wahrnehmen eines Vogelnestes das Eichhörnchen und den Häher zum Eierraub veranlassen könnten.

C. VORLÄUFIGE VERSUCHE ZUR ERMITTLUNG DES BEUTESCHEMAS „EI" BEIM ILTIS

Auch dem Iltis wurden öfters Hühnereier verfüttert. Er verhielt sich ihnen gegenüber wesentlich anders als der Hausmarder. Fasste der Marder ein Ei rasch und ohne es lange auf seinen Geruch hin zu prüfen, so beschnüffelte der Iltis das Ei jedesmal recht eingehend, lief auch etwa darum herum und rollte es auf die Seite, und erst nachdem er es von allen Seiten eingehend auf seinen Geruch hin geprüft hatte, begann er es auf die in der Einleitung beschriebene Weise in sein Versteck zu rollen. Dort brach er dann mit ordentlicher Mühe die Schale auf und frass den Inhalt.

I. *Verhalten gegenüber Porzellaneiern.*

Auch hier verhielt sich der Iltis vollständig anders als der Steinmarder. Er prüfte die Porzellaneier in der oben beschriebenen Weise und liess sie dann regelmässig liegen. Weitere Versuche mit Eiern mussten unterbleiben, da im September keine Eier mehr zu Versuchszwecken erhältlich waren.

Dieses Verhalten deutet jedenfalls daraufhin, dass der geruchlichen Prüfung der Eier beim Iltis eine viel grössere Bedeutung zukommt als beim Marder. Auch Tastreize können eine Rolle spielen.

II. *Rolle der Farbe im Schema „Ei".*

Auf Grund der Müller'schen Versuche war anzunehmen, dass die Eifarbe im Beuteschema des Iltis keine Rolle spielen kann; es erübrigte sich deshalb, in dieser Hinsicht mit dem Iltis Versuche anzustellen.

III. *Eier mit verschiedenen Geruchsqualitäten.*

Da der Iltis konsequent nur echte Eier annahm (mit einer Ausnahme, unter VI) ist zu vermuten, dass bei ihm die Beuteerwerbshandlungen wahrscheinlich durch einen spezifischen Eigeruch ausgelöst werden. Da im September keine brütende Henne mehr aufzutreiben war, konnte sein Verhalten gegenüber einem Porzellanei oder einer Holzattrappe mit Hühnergeruch nicht überprüft werden.

IV. *Die Rolle der Eiform.*

Es wurden keine Versuche mit verschieden geformten Attrappen gemacht. Auf Grund des unter I beschriebenen Verhaltens ist anzunehmen, dass man vorerst jede Attrappe mit einem spezifischen Eigeruch versehen müsste; ohne diesen würde der Iltis sie von vornherein ablehnen.

V. *Obere Grenze des Beuteschemas „Ei".*

Da zu der Zeit, als im Tierpark Eier verschiedener Grössen täglich erhältlich waren, der Iltis noch sehr scheu war und den ganzen Tag schlief, musste ich ihm die Eier am Abend hinlegen und dann am Morgen kontrollieren, was er mit ihnen gemacht hatte. Spatzeneier wurden von ihm immer gefressen, ebenfalls Tauben- und Hühnereier. (Wie mir ein Wärter berichtete, soll er auch bisweilen Hühnereier liegen lassen, weil er sie offenbar nicht öffnen könne.) Grössere Eier, wie z. B. das Ei der Moschusente *(Cairina moschata)* (Länge ca. 7 cm, Gewicht ca. 80 g), liess er liegen. Als ich später beobachten konnte, wie viel Mühe ihm schon das Öffnen eines Hühnereis verursachte, begriff ich, dass er die grösseren und glattschaligen Enteneier unmöglich mehr aufbrechen konnte. Das Grössenschema „Ei" dürfte demnach für den Iltis im wesentlichen innerhalb der gleichen Grenzen liegen wie für den Marder; möglich, dass die obere Grenze etwas tiefer liegt als bei diesem.

VI. *Eier mit verschiedenen Geschmacksqualitäten.*

Dass der Prüfung der Eier durch den Geschmacksinn beim Iltis keine Bedeutung zukommen kann, ergibt sich schon aus der Art und Weise, wie er die Eier erbeutet. Er rollt die Eier zuerst in sein Versteck, ehe er die Schale durchbeisst. Beim Erbeuten kommt also

eine Geschmacksempfindung gar nicht in Frage. Ich bot dem Iltis ein Ei mit reiner Gelatine, eines mit salziger und eines mit bitterer (Chinin) Gelatine. Alle drei Eier hat er nach gründlichem Beschnuppern in sein Versteck gerollt und dort aufgebrochen. Es ist dies der einzige Fall, wo er „unechte" Eier angenommen hat. Wie stark allerdings die Schalen noch mit Eigeruch behaftet waren, kann ich nicht entscheiden.

Zusammenfassend lässt sich über das Beuteschema des Iltis sagen:

Da nach den Untersuchungen Müllers (1930) der Iltis weitgehend farbenblind ist, können Farben im Schema Ei keine Rolle spielen. Nicht untersucht wurde die Bedeutung der Helligkeit.

Porzellaneier wurden vom Iltis nicht angenommen, wohl aber mit Gelatine gefüllte Schalen frischer Hühnereier. Es ist deshalb anzunehmen, dass das Hauptmerkmal im Schema „Ei" ein spezifischer Eigeruch ist. Auch ein taktiler Reiz, die spezifische Rauhigkeit der echten Eioberfläche könnte in Frage kommen.

Keine Rolle kann der Geschmack spielen, weil die Eier beim Erbeuten nicht aufgebrochen, sondern unbeschädigt in das Versteck gerollt werden. Fraglich bleibt, wie sich der wildlebende Iltis in solchen Fällen verhält; es ist zumindest unwahrscheinlich, dass er die erbeuteten Eier über längere Strecken auf diese komplizierte Weise rollen kann.

Die obere Grössengrenze des Schemas „Ei" liegt etwa beim Ei der Moschusente mit einer Länge von ca. 7 cm und einem Gewicht von ca. 80 g.

Nicht untersucht wurde die Rolle der Eiform im Beuteschema.

D. VERSUCHE ZUR ERMITTLUNG DES BEUTESCHEMAS „VOGEL".

1. *Versuche mit dem Marder.*

Verhalten gegenüber einem lebenden Vogel.

Zu Beginn dieser Versuchsreihe setzte ich dem Marder eine lebende, weisse Lachtaube in den Käfig. Er hatte vorher im Tierpark noch nie einen lebenden Vogel zu fressen bekommen. Die

Taube stand ganz ruhig auf dem Boden und bewegte nur den Kopf. Der Marder kam neugierig aus seiner Kiste heraus. Er näherte sich schleichend der Taube bis auf etwa 50—70 cm und zeigte nun plötzlich ein vollkommen verändertes Verhalten. Er machte einen Katzenbuckel und ging nun mehr hüpfend als schleichend auf die Taube zu. Plötzlich sprang er sie an, die Taube flog aber im letzten Moment noch fort. Nun gab es eine wilde Jagd im Käfig herum. Der Marder machte meterlange Sprünge und erhaschte tatsächlich die fliegende Taube. Er stürzte mit ihr zu Boden und tötete sie mit mehreren Bissen in den Rücken. Hierauf trug er sie in die Kiste. Eine Kontrolle ergab, dass er zuerst den Kopf der Taube frass.

Der ganze Vorgang lässt sich in folgende Handlungskomponenten zerlegen (vergl. auch S. 325):

1. Wahrnehmen der Taube und Anschleichen;
2. Katzenbuckel und hüpfende Bewegung;
3. Anspringen der Beute mit nachfolgender Jagd;
4. Biss in den Rücken oder Kopf des Beutetieres;
5. Eintragen in die Kiste;
6. Anschneiden am Kopf.

Es dürfte sich bei diesen Teilhandlungen gegenüber einem lebenden und bewegten Beutetier um typische Vorgänge handeln, wenn auch mit Varianten, z. B. in der Sprungdistanz, zu rechnen sein wird. Dies wird auch durch das Verhalten gegenüber den bewegten Attrappen wahrscheinlich gemacht.

Es galt nun, zu den einzelnen Handlungskomponenten die zugehörigen Auslöser zu finden und zu untersuchen, welcher Anteil den einzelnen Sinnesorganen beim Beurteilen des fremden Tieres nach seinem Beutewert zufällt.

Zu Punkt 1 ist zu sagen, dass der Marder jeden fremden Gegenstand, den man in seinen Käfig legte, zunächst anschlich und näher prüfte. Die Wahrnehmung der Taube wird ohne Zweifel eine rein optische gewesen sein. Den Katzenbuckel und die hüpfenden Bewegungen betrachte ich als Intentionsbewegungen zu dem nachfolgenden Sprung. Was aber löst nun diesen charakteristischen Katzenbuckel und den nachfolgenden Sprung, welche Merkmale lösen die Bissbewegungen und welche das Eintragen in die Kiste

aus ? Endlich: bis zu welcher Grösse kann überhaupt ein Vogel für den Marder noch als Beutetier in Betracht kommen ?

In den nachfolgenden Versuchen sollen diese Fragen nach Möglichkeit beantwortet werden. Dabei sind, entsprechend dem Verhalten des Marders gegenüber der lebenden Taube, auseinanderzuhalten: Wahrnehmen und Anschleichen, eventuell Katzenbuckel; Anspringen, Fassen und Beissen; endlich Eintragen in die Kiste.

Als Attrappen wurden folgende Objekte verwendet:

1. Eine alte, ausgestopfte, ausgelüftete, geruchlose, abmontierte Museums-Taube; ein entsprechender Museums-Sperling. Ausserdem eine ausgestopfte, aber stark nach Cyankali riechende, abmontierte Krähe.

Diese drei Attrappen haben normale Vogelform von verschiedener Grösse, aber keinen Beutegeruch, oder (Krähe) einen unbiologischen Giftgeruch. Sie wurden als ruhende oder als bewegte Objekte verwendet. Im letzteren Fall hingen sie in normaler Stellung an einer Schnur und wurden vom Beobachter durch einen langen Bindfaden hin und her bewegt.

2. Ein faustgrosses Rübenstück, besteckt mit 20 weissen und roten Flamingo- und 4 schwarzen Hühnerfedern. Die Federn las ich auf der Vogelwiese des Tierparks zusammen. Sie waren wohl zum grössten Teil frisch.

Ein ähnliches, aber etwas kleineres Rübenstück mit weniger zahlreichen Federn einer Formosa-Krickente *(Nettium formosum)* Abb. 2.

Ein ähnliches, befiedertes Kartoffelstück.

Diese Attrappen haben den optischen und tastlichen Charakter „befiedert", dagegen nicht die normale Vogelform, wohl aber durch ein Rüben- oder Kartoffelstück das Merkmal „fester Körper". Ausserdem haben sie, wie die Versuche zeigten, durch die frischen Federn das Merkmal „Vogel- oder Feder-Lebendgeruch". Für den Menschen haben sie keinerlei Ähnlichkeit mit einem Vogel.

3. Ähnliche Rübenstücke wie bei 2, aber besteckt mit den nach Cyankali riechenden Federn des Krähenbalges von 1, oder besteckt mit alten, mehrjährigen, für den Menschen geruchlosen Hühnerfedern einer zoologischen Sammlung. Diese Attrappen haben die optischen und tastlichen Merkmale „Federn", ausserdem durch die Rübe das Merkmal „fester Körper". Sie besitzt aber weder das Merkmal „Vogelform" noch, verglichen mit den Attrappen vom Typus 2, das Merkmal „Feder-Lebendgeruch".

4. Attrappe aus festem Körper mit Federstümpfen. Eine Kartoffel wurde dicht mit frischen Gänse- und Spatzenfedern besteckt. Dann wurden die Federfahnen bis auf kleine Reste abgeschnitten. Es staken also nur mehr die nackten spitzen Federkiele im Kartoffelkörper. Die-

sem Objekte fehlt ausser dem Merkmal „Vogelform“ auch die Eigenschaft „befiedert“. Dagegen kann es noch den Charakter „Feder-Lebendgeruch“ haben (zumal ja durch das Abschneiden der Fahnen gerade die Reste lebender Substanz in den Federkielen blossgelegt waren). Der Tasteindruck dieser Attrappe ist nicht mehr vom Typus „befiedert“ und unbiologisch infolge der sparrigen und spitzen Schaftstücke.

5. Lose zusammengebundene, frische Gänse- und Hühnerfedern. Diese Federbündel entsprachen in der Grösse ungefähr den Rübenattrappen. Es fehlt ihnen das Merkmal „Vogelform“, aber auch das Merkmal „fester Körper“; sie besitzen noch das Merkmal „Feder-Lebendgeruch“, ausserdem auch das Tastmerkmal natürlicher Federn.

6. Grosse dreibeinige Vogelattrappe (Abb. 3). Aus einer Zuckerrübe und drei roten Möhren wurde Körper, Hals und Kopf einer Vogelattrappe zusammengesetzt und mit frischen Enten- und Hühnerfedern sorgfältig besteckt. Über Kopf und Hals wurde der Balg (Haut mit Federn) eines frischgeschossenen Sperlings gelegt. Drei Holzstäbe von je 30 cm Länge bildeten drei Beine. Sie wurden in der oberen Hälfte mit Federn bedeckt und die nackten Stabteile mit Spatzenblut bestrichen. Der Körper der Attrappe entsprach in der Grösse etwa einem mittelgrossen Haushahn. Durch die langen Beine erschien sie aber bedeutend höher, etwa von der Grösse eines Pfauenweibchens. Sie ist in der Form einem Vogel ziemlich ähnlich, hat Beutegeruch, das optische und tastliche Merkmal „befiedert“.

Mit diesen verschiedenen Attrappen wurden die folgenden Versuche gemacht und jeder Versuch mehrmals wiederholt. Die Versuche sind entsprechend der Nummerierung der einzelnen Attrappen mit römischen Ziffern bezeichnet.

I. *Die geruchlose ausgestopfte Taube sowie der Museums-Sperling und der nach Cyankali riechende Krähenbalg* (Attrappen der Grupe 1) wurden ruhend und bewegt in normaler Haltung verwendet.

Der Marder schlich sich bis auf die übliche Sprungdistanz von 30—40 cm an den bewegten wie an den ruhenden Krähen- und Taubenbalg heran, wich dann aber wieder zurück. Dies wiederholte sich ungefähr zehnmal. Der ruhende Sperlingsbalg wurde von dem näher herankommenden Tier eingehend beschnuppert. Der Marder biss aber nicht hinein. Der natürliche Vogel genügte also ohne Lebendgeruch nicht zur Auslösung der ganzen Fanghandlung. Ob der geruchlose Tauben- oder der nach Cyankali riechende Krähenbalg benutzt wurde, machte keinen Unterschied. Leider wurde versäumt, einen Kontrollversuch mit den gleichen, aber mit Blut beschmierten Attrappen auszuführen.

II. *Die befiederten Rübenstücke* (Attrappe 2) lösten, in Bewegung gesetzt, eine normale ganze Fanghandlung aus. Der Marder fiel diese Attrappen mit etwas kleinerer Sprungdistanz, aber mit der gleichen Intensität an wie er die lebende Taube geschlagen hatte. Er biss heftig in den Rübenkörper und zerrte stark an der durch die Schnur festhängenden Beute. Nach einigen vergeblichen

Abb. 2.
Der Marder macht sich zum Sprung auf die aufgehängte befiederte Rübenattrappe bereit. (Nach Fotografie.)

Versuchen, die Attrappe wegzuschleifen, zerbiss er plötzlich die Schnur und trug die befiederte Rübe in seine Kiste. Abbildung 2 zeigt den Marder vor dem Sprung auf eine solche Attrappe.

Eine gleiche Attrappe, die jedoch unbewegt auf dem Käfigboden lag, nahm der Marder, wenn er hungrig war, ohne Sprung an. Allerdings schien er das unbewegte Objekt vorerst genau auf

seinen Geruch zu prüfen. Wenigstens beschnupperte er es zuerst recht eingehend. Überhaupt war sein Verhalten der unbewegten Attrappe gegenüber bedeutend ruhiger als gegenüber dem bewegten Objekt der gleichen Kategorie. War der Marder gesättigt, so liess er die unbewegte Attrappe liegen. Nur in einem einzigen Fall trug er solche unbewegte Beutestücke in die Kiste, trotzdem er vorher reichlich gefüttert worden war.

III. *Die Attrappen 3, Rübenstücke wie bei Typus 2, aber mit alten Museums-Hühnerfedern oder mit den Federn der Krähe von Attrappe 1 besteckt*, lösten nur eine Teilhandlung aus. Die Attrappe wurde zuerst bewegt verwendet. Der Marder näherte sich ihr bis auf etwa 20 cm; zum Anspringen und Anbeissen kam es aber nicht. Die befiederte, aber geruchlose Rübenattrappe hatte also trotz ihrer Bewegung nur geringe Wirkung. Dies zeigt deutlich, dass der Geruch frischer Federn einen entscheidenden Einfluss auf den Ablauf der Beuteerwerbshandlungen hat. Nach diesen Versuchen wurde ein Knotrollversuch mit Attrappe von Typus 2 eingeschaltet (Kartoffel mit frischen Gänsefedern). Hier erfolgte, und zwar in heftiger Form, die schon beschriebene ganze Beuteerwerbshandlung. Das Tier sprang die Attrappe an, biss hinein und zerrte heftig an der Schnur, biss diese schliesslich durch und trug die befiederte Kartoffel in seine Kiste.

IV. *Die Rüben- oder Kartoffelattrappe mit Federstümpfen* (Attrappe 4) wurde vom Marder, wenn sie bewegt wurde, angenommen (angeschlichen und angesprungen); dann aber liess er sie, nach einem Versuch in den Attrappenkörper zu beissen, liegen. Wahrscheinlich stachen ihn die scharfen Schnittflächen der Federkiele.

V. *Attrappe Typus 5. Bewegte Bündel frischer Federn ohne festen Körper* ging der Marder in üblicher Weise wie eine lebende Taube an, liess sie jedoch nach dem ersten Biss liegen; er trug sie nicht wie die befiederten Rüben (Attrappe 2) in sein Heim. Der Unterschied zwischen den beiden Attrappentypen liegt hier nicht in der Befiederung, sondern im Merkmal „fester Körper". Dieses Merkmal ist also nötig, um die ganze Beuteerwerbshandlung ablaufen zu lassen. Lagen die gleichen Attrappen unbewegt auf dem Boden des Käfigs, so war die Erbeutungsreaktion wesentlich weniger intensiv. Sie wurden nicht angesprungen.

Leider wurde versäumt, Versuche mit Blut beschmierten, nackten Rüben zu machen.

Nach diesen Versuchen ergibt sich für meinen Marder folgendes Schema für das Beuteobjekt „Vogel“:

Die typische Vogelform spielt keine oder nur eine geringe Rolle. Dagegen entscheiden die Merkmale Geruch und Bewegtheit darüber, ob ein Objekt nur mit Anschleichen erbeutet wird (unbewegtes Objekt) oder mit Anschleichen und Sprung (bewegte Beute). Die Bewegung steigert die Intensität des Gesamtverhaltens. Als Geruchsfaktor genügt schon der Lebendgeruch der Federn. Ob diese dabei auch als optischer Faktor wirken, ist nicht entschieden.

Abb. 3.
Die grosse Vogelattrappe.
Erklärung im Text. (Nach Fotografie.)

Für das auf den Sprung folgende Packen und Beissen spielt der Federgeruch (bei andern Beutetieren wahrscheinlich der Fleisch- und Blutgeruch) die Hauptrolle. Für das Eintragen in das Heim ist der Faktor „fester Körper“ entscheidend. In welchem Grade dabei auch die tastlichen Eigenschaften der Federn mitwirken, ist unklar. Im ganzen genommen hat also das Beuteschema des Marders gegenüber unserer menschlichen Beurteilung des Beuteobjektes „Vogel“ einen relativ stark geruchlichen und weniger optischen Einschlag, wie dies bei einem guten Geruchstier, das in der Dämmerung und bei Nacht auf Raub ausgeht, zu erwarten ist. Umso bemerkenswerter ist das Ergebnis der Eierversuche, die eindeutig ergaben, dass beim Erbeuten von frei liegenden Eiern (ohne Nest) bei meinem Versuchstier dem Gesichtssinn die Haupt-

aufgabe zufiel und der Geruchsinn vollständig ausgeschaltet blieb.

Über den Einfluss der Beutegrösse gibt der folgende Versuch Auskunft.

VI. *Grosse dreibeinige Vogelattrappe.* Diese Attrappe diente zur Ermittlung der oberen Grenze des Beuteschemas „Vogel". Namentlich interessierte mich, von welcher Grösse an ein „Vogel" für den Marder Feindbedeutung bekommt. Ich gebe im folgenden das Protokoll:

„Die Attrappe wurde in den Käfig gestellt, und zwar direkt an das Gitter, um fotografische Aufnahmen zu ermöglichen. Der Marder

Abb. 4.
Der Marder macht sich 30 cm hinter der grossen beinlosen Vogelattrappe zum Sprung bereit. (Nach Fotografie.)

kam aus der Kiste und schlich die Beute an. Er duckte sich ganz flach auf den Boden, schlich bis auf etwa 60 cm zu der Attrappe hinzu, floh dann aber plötzlich in seine Kiste zurück. Beim zweiten Angriff umkreiste er die Attrappe, krümmte diesmal einige Male den Rücken wie zum Sprung, floh dann aber wieder plötzlich in die Kiste zurück. Dasselbe Verhalten wiederholt sich noch zweimal. Beim fünften Mal schnappt der Marder vom Ast aus gegen den Kopf der Attrappe, da bewegt sich der Kopf leicht, und der Marder flieht in sein Heim. Er kommt längere Zeit nicht wieder zum Vorschein. Wie er zum sechsten Mal kommt, umkreist er die Attrappe wieder und kommt einmal so nahe hinzu, dass er ein Bein beschnuppern kann. Wahrscheinlich durch den Blutgeruch angeregt,

schnappt er hastig nach der Attrappe, dadurch bewegt sie sich wieder und der Marder flieht. Er zeigt sich nun über eine Stunde nicht mehr; die Attrappe wurde nun entfernt.

Derselben Attrappe nahm ich nun die Beine weg. Sie glich jetzt einem sitzenden Huhne. Diesmal nähert sich ihr der Marder mit einem ausgesprochenen Katzenbuckel. Er umkreist sie (Abb. 4) und springt sie auch richtig an. Dabei beisst er heftig in den Hals der Attrappe (Abb. 5). Den Angriff wiederholt er fünfmal. Nach diesen Versuchen gehören kleinere Vögel dem Beutekreis an,

Abb. 5.
Der Marder beisst die grosse Vogelattrappe in den Hals.
(Nach Fotografie.)

grössere Vögel, offenbar etwas über Haushahngrösse, haben Feindbedeutung.

Zum Schluss dieser Versuchsreihe möchte ich noch auf eine öfters beobachtete Tatsache hinweisen. Ich habe es selber schon erlebt, dass in einem Hühnerstall, der vom Marder heimgesucht worden war, nur der Hahn am Leben blieb. Ähnliches wurde mir auch schon von Bauern berichtet. Nach meinen Versuchen möchte ich vermuten, dass schon der Haushahn vom Marder nicht in allen Fällen angegriffen wird, besonders wenn es sich um ein ausgewachsenes Tier einer grossen Hühnerrasse handelt. Es ist anzunehmen, dass grössere und auch wehrhaftere Vögel, wie z. B. Gänse, vom Marder nicht mehr erbeutet werden.

2. *Versuche mit dem Iltis.*

Einen lebenden Vogel bei Tag im Käfig zu fangen, war der Iltis nicht imstande. Er konnte auch nicht den kleinsten Sprung machen, und zum Klettern war er auch viel zu langsam. Für ihn kommt deshalb nur das Erbeuten schlafender Vögel bei Nacht oder junger Vögel in Frage. Tote Spatzen frass er gern. Einen abgetrennten Taubenflügel beschnüffelte er sehr lange; erst nachdem er die Schnittstelle gründlich berochen hatte, begann er den Flügel zu verscharren. Attrappen aus Rüben und frischen Federn beschnupperte er gründlich, liess sie dann aber liegen. Dieses Verhalten änderte sich auch gegenüber bewegten Attrappen nicht. Sollte eine Vogelattrappe für den Iltis von Interesse sein, so musste unbedingt noch ein Fetzen Haut an den Federn hangen, im andern Fall liess er sie regelmässig liegen. Als Auslöser der Beuteerwerbshandlungen kommt beim Iltis offenbar nur der Fleischgeruch in Betracht; Federgeruch allein genügt jedenfalls nicht.

Die Versuche sind jedoch viel zu unvollständig, um ein gültiges Urteil zuzulassen.

E. DER „BLUTRAUSCH" DES MARDERS.

Es ist eine bekannte Tatsache, dass die Marder bei günstiger Gelegenheit weit mehr töten, als sie wirklich verzehren können. Brehm spricht von einer förmlichen „Raserei" und einem „Berauschen des Marders im Blute seiner Schlachtopfer". Dabei wird von der Annahme ausgegangen, der Marder sauge seinen Opfern das Blut aus; offenbar glaubt man das deshalb, weil er seine Opfer in der Regel durch Kopf- oder Halsbiss tötet. Herter (1940) beobachtete, dass sein Mauswiesel *(Mustela nivalis)* „die Maus nach dem Einbeissen eine Weile (bis zu einigen Minuten) mit in das Mäusefell gepresstem Maule festhielt". Er beobachtete dabei auch Schluckbewegungen, ist aber nicht sicher, ob es sich um ein Blutsaugen, oder bloss um ein Ablecken der Bisstelle handelte. Goethe (1940) sagt, dass erwachsene Wiesel jede erbeutete Maus ablecken, ebenso behandelte ein Iltis eine geschlagene Maus. Er nennt dieses Ablecken ein „Probieren", wo es am besten schmecke. Unbestritten

bleibt die Tatsache, dass der Marder in einem Taubenschlag sämtliche Tauben tötet, meist aber nur die Köpfe frisst. GOETHE (1940) beschreibt auch das Verhalten des Iltis, wenn ihm lebende Mäuse geboten werden. In diesem Falle tötet er zunächst alle und beginnt erst dann mit dem Verzehren.

Sicher ist ebenfalls, dass der Blut- und Fleischgeruch den Marder stark erregt (vergl. S. 328, Verhalten des Marders gegenüber dem Rehkopf). Auch wird der Marder durch jede sich bewegende Beute, sei es nun Tier oder Attrappe, primär erregt. Er schlägt eine solche Beute, auch wenn er gesättigt ist und sie gar nicht verzehren will; dagegen lässt er in gesättigtem Zustande oft Fleischstücke auf dem Boden liegen. F. SCHMIDT (1943) meint, dass von den Mardern zur Hauptsache nur bewegte Gegenstände wahrgenommen, unbewegte dagegen meistens übersehen werden.

Der Schlüssel zum Verhalten des Marders bei seinen Einbrüchen in die Hühnerställe und Taubenschläge liegt wohl in der Auffassung von LORENZ (1937, S. 316), derzufolge die Reaktionen des Beuteerwerbs und der Nahrungsaufnahme getrennten Funktionskreisen angehören.

a) *Versuche.*

Um dem Problem des „Blutrausches" beizukommen, machte ich zwei Versuche. Einmal legte ich dem Marder ein Nest mit vier jungen Sperlingen in den Käfig. Das Verhalten des Marders hielt ich wie folgt fest:

Protokoll vom 10. Mai 1943, morgens 8 Uhr: „Der Marder beschnuppert das Nest und holt sich einen Sperling heraus. Er tötet ihn durch Kopfbiss und trägt ihn etwa 30 cm neben das Nest. Dann geht er wieder zum Nest, tötet den zweiten auf dieselbe Weise und trägt ihn zum ersten neben das Nest. Es scheint, als ob er ihn gleich fressen wollte; da bemerkt er, dass sich noch etwas im Nest bewegt. Er springt auf das Nest und tötet den dritten Sperling. Sogleich beginnt er ihn zu fressen, aber kaum hat er den Kopf gefressen, lässt er ihn schon wieder fallen, um den letzten der vier Sperlinge zu töten. Erst jetzt frisst er den angefressenen fertig. Er frisst nun auch die andern; sobald sich aber nur eine Feder des Spatzennestes leicht im Winde bewegt, lässt der Marder die Beute fallen und springt heftig auf das Nest und schnüffelt aufgeregt darin herum."

Es sei hier gleich ein Versuch F. SCHMIDTS (1943, S. 244) an-

geführt. Er gab einem Baummarder drei lebende Kaninchen, drei alte, weisse Ratten in das Gehege. Der Marder tötete in wenigen Minuten die Ratten und zwei Kaninchen. Er begann dann das zuletzt erbeutete Kaninchen anzuschneiden. Als er aber das überlebende erblickte, liess er sofort von seinem Frass ab und tötete auch dieses noch.

Aus diesen Versuchen zu schliessen, versetzt der Fleisch- und Blutgeruch (eventuell auch die Geschmacksempfindung) des zuerst erbeuteten Tieres den Marder in erhöhte Aktionsbereitschaft. Es braucht dann nur noch die kleinste Bewegung eines Beutetieres, um in ihm erneut die Reaktionen des Beuteschlagens auszulösen. Hiefür ist ein weiterer Versuch von Interesse. Ich legte dem Marder am Abend drei frischgeschossene Spatzen in den Käfig. Sie waren noch warm und bluteten leicht. Es hätte sich demnach beim Marder nun auch der sog. „Blutrausch" einstellen müssen. Er beschnupperte alle drei Spatzen, packte dann den einen und trug ihn in die Kiste. Nach 15 Minuten kam er wieder und holte den zweiten. Sein Verhalten war durchaus normal. Anders hat er sich seine Fleischstückchen nie geholt. Nun band ich den letzten Spatzen an eine Schnur und bewegte ihn leicht. Mit einem Mal schlug nun das Verhalten des Marders vollständig um. Er sprang heftig nach dem Spatzen, zerrte daran und knurrte hörbar. Sein Verhalten war bedeutend wilder als gegenüber den bewegten befiederten Rübenattrappen.

Es sei hier noch auf einen typischen Fall eines solchen Massenmordes hingewiesen. Am 7. Juni 1943 drang ein Marder morgens zwischen 6 und 7 Uhr in den Hühnerstall der Blindenanstalt Spiez ein. Er tötete von den 35 Hühnern 34, das überlebende sass zum Legen auf dem Nest und entging offenbar dadurch, dass es sich ruhig verhielt, dem Tode.

b) *Ergebnis.*

Anhand dieser Versuche glaube ich, folgendes zu dem Problem des „Blutrausches" sagen zu können:

Jede bewegte Beute erregt den Marder primär. Kommt gleichzeitig noch der Beutegeruch dazu (Federgeruch), so werden die Reaktionen des Tötens sozusagen automatisch ausgelöst. Hunger und Sattheit spielen dabei gar keine Rolle. Der hungrige Marder wird nicht fressen, solange noch bewegte Beute in seinem Gesichts-

kreis ist. F. SCHMIDT (1943, S. 132) sagt: „... doch ist es nicht, wie so vielfach angenommen wird, reine Lust am Würgen und Morden, sondern eine von Natur aus triebhafte Handlung, die geweckt wird, sobald ein Beutetier im Gesichtskreis des Marders auftaucht und die solange wachbleibt, wie noch Beute sich zeigt und Beute sich regt und bewegt."

Es ist möglich, dass schon der Geruch des Hühnerstalls den Marder in Aufregung versetzt; jedenfalls aber werden Beutegeruch und Bewegung zusammen auch im gesättigten Marder die Reaktionen des Beutetötens immer auslösen. Der Ablauf der ausgelösten Handlungskette führt den Marder normalerweise zu einer Geruchs- und Geschmacksempfindung von Fleisch und Blut, und dies ruft in ihm eine beträchtliche Steigerung und Intensivierung seiner Handlungen hervor.

Aus diesem Verhalten lassen sich die „sinnlosen" Massenmorde des Marders in Hühnerställen und Taubenschlägen leicht erklären. Schlägt der Marder, angelockt durch den Beutegeruch (Federgeruch, Hühnerstallgeruch), ein schlafendes Huhn, so wird er durch den Fleisch- und Blutgeruch und das Geflatter des geschlagenen Huhnes stark erregt. Bei allgemeiner Ruhe würde er jedoch das Huhn anschneiden und seinen Hunger stillen. Durch das Geflatter (ev. auch Geschrei) des erbeuteten Huhnes werden die andern aufgeschreckt und bewegen sich. Die Bewegung zusammen mit dem Fleisch-Blutgeruch versetzen den Marder erneut in Aufregung, und die Reaktionen des Beutetötens werden stets wieder ausgelöst, solange sich noch ein Beutetier bewegt. Aus diesem Grunde entgehen meistens brütende oder legende Tiere, die ruhig auf den Nestern sitzen bleiben, dem Tode.

F. DIE EINZELNEN HANDLUNGSKOMPONENTEN BEIM ERWERB BEWEGTER BEUTE.

Aus den Versuchen unter B und D ergibt sich für die Erbeutung eines b e w e g t e n Gegenstandes beim Marder folgendes Verhalten:

1. Auf optische oder akustische Wahrnehmung eines bewegten Gegenstandes erfolgt die Einstellung des Marders zu diesen Reizen. Anpirschen.

2. Optisches Prüfen des Objektes auf seine Grösse hin: Bis zu der Grösse eines Haushahns kann es die Bedeutung eines Beutetieres haben, über dieser Grösse hat es Feindbedeutung.
3. Geruchliche Prüfung der Beute. Dies geschieht bereits auf grössere Distanz hin, mindestens aber auf Sprungdistanz. Ich konnte häufig beobachten, wie der Marder vom Kisteneingang aus gegen den bewegten Gegenstand hin in die Luft schnüffelte.
4. Bilden eines Katzenbuckels und hüpfende Bewegungen als Intentionsbewegungen zum nachfolgenden Sprung.
5. Anspringen (bei Verfehlen Jagd) und Beissen der Beute.
6. Bei grösserer Beute: Eintragen in das Heim. Kleinere Beute, bis etwa 10 g, wird am Beuteort gefressen.
7. Anschneiden der Beute am Kopf.

Sind mehrere Beutetiere da, so wird die Handlungskette nach 5 unterbrochen und beginnt für ein neues Beutetier (und mit Verkürzung von 1 und 2) wieder von vorne.

Auslösende Reize sind demnach:

Bewegung (optisch oder akustisch wahrgenommen);
Beutegeruch;
„Taktile" Reize (Vorhandensein eines festen Körpers, der ein Verbeissen ermöglicht).

Bei einer unbewegten Beute (ausgenommen Eier), wie z. B. bei toten Beutetieren oder Fleischstücken, erfolgt die erste Orientierung wohl meistens auf geruchliche Reize hin. Das Anspringen fällt weg. Der Marder nähert sich schleichend. Für die Erbeutung von Eiern siehe Zusammenfassung auf Seite 330.

G. BEOBACHTUNGEN ÜBER DAS VERHALTEN DES MARDERS UND DES ILTIS GEGENÜBER ANDEREN BEUTETIEREN.

Es handelt sich hier nicht um systematische Versuche, sondern um Gelegenheitsbeobachtungen, die aber zum Teil schon einige Schlüsse zulassen, so dass sie als Ausgangspunkte zu weiteren systematischen Versuchen dienen mögen.

1. *Wanderratte.*

Eine lebende Wanderratte erbeutete der Marder so schnell, dass ich Einzelheiten gar nicht erkennen konnte. Die tote Ratte fasste er am Genick und trug sie in die Kiste. Als ich etwa 5 Minuten später den Käfig betrat, knurrte er laut in der Kiste und fuhr mehrmals laut kreischend gegen eine Spalte in der Kistenwand.

Eine ausgestopfte geruchlose Ratte beschnüffelte er, liess sie dann aber liegen. Einer bewegten ausgestopften Ratte rannte er nach; als er sie aber erreicht hatte, liess er sofort von ihr ab.

2. *Fische.*

Ich hängte dem Marder einen 20 cm langen, frisch getöteten Fisch an einer Schnur in den Käfig. Der Marder betrachtete von seiner Kiste aus den Fisch lange Zeit, kam aber nicht näher hinzu. Hierauf bewegte ich den Fisch mit einer Schnur, aber auch das nützte nichts.

Nun legte ich den Fisch auf den Ast, mitten in den Weg, den der Marder bei der Ausübung seiner Bewegungsstereotypie begeht. Hierauf kürzte der Marder seine Bahn ab, d. h. er wendete sich hart vor dem Fisch um und verzichtete auf den kleineren Bogen seiner Achterschleife. Acht Stunden später wiederholte ich den Versuch noch einmal. Der Marder war nun sicherlich sehr hungrig, denn er hatte seit 40 Stunden nichts mehr zu fressen bekommen. Das Ergebnis war wieder genau gleich. Wiederum brach der Marder seinen Weg im Schnittpunkt der Achterschleife ab und ging nur ein einziges Mal über den toten Fisch hinaus. Es war gerade, als ob eine unsichtbare Wand den Marder am Weiterlaufen hindern würde. Wahrscheinlich war es der starke Fischgeruch, der vom Marder als unangenehm empfunden wurde und ihn am Weiterlaufen hinderte. Nun stellte ich dem Marder ein flaches Wasserbecken in den Käfig (Tiefe 5 cm). Nach kurzer Zeit kam er aus der Kiste und schnupperte am Wasserbecken. Er trank einen Schluck Wasser daraus und zeigte keine Spur von Scheu. In dieses Becken verbrachte ich zwei lebende 8 cm lange Fischlein. Sie wären für den Marder leicht erreichbar gewesen, denn ihre Rückenflossen guckten über den Wasserspiegel.

Von seinem Ast aus betrachtete der Marder längere Zeit die Bewegungen der Fischlein, machte aber keinen Angriff auf sie. Ich

liess die Fische zwei Stunden im Käfig. Dreimal sprang einer von ihnen aus dem Wasser auf den Boden, aber auch hier griff ihn der Marder nicht an.

Nach F. Schmidt (1943, S. 135) sollen die Marder im Winter Fische annehmen, im Sommer dagegen eine merkbare Abneigung gegen Fischnahrung zeigen. Da ich meine Versuche im Mai durchführte, könnte das Verhalten meines Versuchstieres mit dieser Eigentümlichkeit erklärt werden. Ich halte es jedoch für möglich, dass sich das Beuteschema beim Marder auf Grund individueller Erfahrung auf neue Beutetiere erweitern kann, so wie es ja auch Katzen gibt, die sich auf den Fischfang spezialisieren.

Es mag in diesem Zusammenhang interessieren, dass Ph. Schmidt (1943) bei seinen Versuchen eine ähnliche zeitbedingte Futterwahl auch bei den Eichelhähern feststellte. Vom 20. Juni weg blieben nämlich sämtliche Drosseleier von den Hähern unberührt (vergl. S. 311).

3. *Frosch.*

Ein lebender Frosch wurde vom Marder sofort angegriffen und durch Rückenbiss getötet. Es ist der erste Frosch, den der Marder bis jetzt erhielt, also kann es sich hier nicht um Erfahrung handeln. Er hat den Frosch dann auch gefressen.

Nach F. Schmidt (1943, S. 135) dienen Frösche nur als Gegenstände zu Jagd- und Fangspielen, nicht aber als Nahrung.

4. *Eidechse.*

Eine lebende, jedoch vollständig bewegungslose Eidechse beschnupperte der Marder zuerst, biss sie aber dann rasch in den Kopf. Er frass die nun heftig zappelnde Eidechse gleich am Boden, und zwar schnitt er sie am Kopfe an.

5. *Meerschweinchen.*

a) Iltis: Ein lebendes Meerschweinchen griff der Iltis sofort an. Es gab eine kurze Jagd, wobei der Iltis deutlich bestrebt war, seine Beute von vorne anzugreifen. Es gelang ihm auch, das Meerschweinchen in die Nase zu beissen. Das Tier zappelte heftig und schrie laut; der Iltis aber liess nicht mehr los, bis jede Zuckung aufgehört hatte. Hierauf schleppte er die Beute rückwärts in sein Versteck und verscharrte sie in den Hobelspänen.

b) Marder: Der Marder sprang vom Ast hinunter direkt auf das lebende Meerschweinchen. Er packte es am Genick und verschwand blitzschnell in seiner Kiste. Das Opfer gab keinen Laut von sich, offenbar war es sofort tot.

6. *Reh.*

Ich legte dem Marder den Kopf eines frisch erlegten Rehbockes in den Käfig. Um den Kopf herum bildete sich rasch eine grosse Blutlache. Anfänglich getraute sich der Marder nicht an den Rehkopf heran. Manchmal umhüpfte er ihn mit einem ausgeprägten Katzenbuckel, dann aber, duckte er sich wieder flach auf den Boden und näherte sich ihm schleichend. Eindrücklich zu sehen war die Steigerung seiner Aktivität, bis er in den von GOETHE (1940) am Iltis beschriebenen „psychischen Ausnahmezustand" verfiel. Er umkreiste nun den Rehkopf rasend schnell und schnappte wohl 20 mal nach ihm, jedoch ohne sich so weit zu nähern, dass er ihn wirklich hätte fassen können. Plötzlich jedoch machte er einen Sprung und packte den Kopf an einem Ohr. Mit wütendem Knurren schleppte er ihn auf dem Käfigboden herum, offensichtlich bestrebt, die Beute in die Kiste zu tragen, was ihm natürlich nicht gelingen konnte. Als ich den Käfig betrat, floh er nicht wie üblich in seine Kiste, sondern blieb beim Rehkopf und fauchte mich wütend an. Dieses, von seinem gewohnten Verhalten stark abweichende Beuteverteidigen zeigt, dass der Marder sich tatsächlich in einem „psychischen Ausnahmezustand" befand.

Fünf Tage später legte ich ihm das stark nach Aas riechende Rehfell über einen Ast ausgebreitet in den Käfig. Dieser Attrappe näherte er sich bis auf einen Meter, verschwand dann aber jedesmal wieder fluchtartig in seiner Kiste. Die in ihrer ganzen Grösse ausgebreitete Rehdecke hatte für den Marder offenbar mehr Feindbedeutung, daher das fluchtartige Aufsuchen seines Heims.

Hierauf legte ich das Rehfell zusammen. Es entsprach nun in der Grösse etwa einem grossen Kaninchen. Diese Attrappe griff er mehrmals an und zerrte heftig an ihr (sie war am Gitter festgebunden). Neu war, dass er jeden Angriff von der Schmalseite der Attrappe aus machte, und zwar deutlich in die Kopf- oder Halsgegend des vermeintlichen Tieres. Als ich ihm das Fell wegnehmen wollte, floh er wiederum nicht in die Kiste, sondern verteidigte mit wütendem Fauchen seine Beute.

Dieser Versuch beweist, dass es nicht unbedingt der Blutgeruch ist, durch den der Marder in diesen „psychischen Ausnahmezustand" verfällt, sondern dass der Besitz einer Beute überhaupt diese Reaktion auslösen kann. Der Versuch zeigt ebenfalls, dass der starke Aasgeruch für die Auslösung der Beuteerwerbsreaktionen kein Hindernis ist. Dies entspricht den Beobachtungen Herters an einem Mauswiesel, das ebenfalls Fleisch in „anrüchigem Zustand" annahm.

Nach F. Schmidt (1943, S. 135) geht der Edelmarder *(Martes martes)* im Winter an Luder; vom Steinmarder dagegen sagt er, dass dieser „hieran wenig Gefallen zu finden scheine". Wie weit hier vom gefangenen Tier auf das wildlebende Tier geschlossen werden darf, ist wohl schwer zu entscheiden.

H. ZUSAMMENFASSUNG DER HAUPTERGEBNISSE.

1. Die Versuche zur Ermittlung des Beuteschemas „Ei" ergaben für den untersuchten Hausmarder *(Martes foina)*:

a) Hauptmerkmal ist die Eiform. Sie ist Bedingung für die Annahme eines Objekts als Beute, für das Packen mit den Zähnen und Eintragen in die Kiste, ohne jedoch diese Reaktionen allein auszulösen.

b) Weitere Merkmale sind die Oberflächenbeschaffenheit, wahrscheinlich auch die Helligkeit der Eischale.

c) Obere Grössengrenze für Beutebehandlung war ein Ei mit einer Länge von 7,2 cm und einem Durchmesser von 5,5 cm (Ei der Nilgans). Grössere Eier wurden vom Marder nicht mehr angenommen.

d) Das Gewicht entscheidet, ob ein Ei an Ort und Stelle gefressen (unter 10 g) oder in das Heim eingetragen wird (von rund 10 g aufwärts).

e) Der Geschmack entscheidet nur darüber, ob ein schon eingetragenes und aufgebrochenes Ei schliesslich gefressen wird oder nicht. Der spezifische Eigeschmack ist als Auslöser des Fressaktes nicht notwendig.

f) Nebensächlich sind Farbe und Geruch.

2. Die Versuche zur Ermittlung des Beuteschemas „Vogel" ergaben für das gleiche Hausmarder-Individuum:

a) Hauptmerkmale sind Federgeruch und Bewegungsreiz. Beide lösen, gleichzeitig zusammenwirkend, den Sprung auf die Beute aus. Bewegung ohne Geruch (Rübenstück mit geruchlosen Federn) löst nur das Anschleichen aus. Dann bricht die Reaktionskette ab. Geruch ohne Bewegung (unbewegtes Rübenstück mit frischen Federn) löst beim hungrigen Marder ebenfalls Annäherung und Beissen aus, aber keinen Sprung, aus. Das Gesamtverhalten beim unbewegten Beuteobjekt ist viel weniger intensiv als beim bewegten. Der satte Marder lässt die unbewegte Attrappe liegen.

b) Der Widerstand, den ein fester Körper nach dem Anpacken dem Biss entgegensetzt, wirkt als Auslösereiz für das Eintragen in das Heim, vorausgesetzt, dass das Beutegewicht mindestens etwa 10 g beträgt. Fehlt ein fester Körper (Rübenstück, Kartoffel), dann bricht die Handlungskette mit dem Biss ab (Federbündel).

c) Vögel, die grösser sind als ein Haushahn, gehören nur noch teilweise in den Beutekreis des Marders. Sie werden zunächst auf ihr Verhalten hin geprüft und können dann entweder Beute-, eventuell aber auch Feindbedeutung erhalten.

d) Einen sog. „Blutrausch" (vgl. S. 322) gibt es beim Marder nicht. Was ihn zu den Massenmorden in Hühner- und Taubenställen verleitet, ist die gleichzeitige Einwirkung von Beutebewegung und Beutegeruch. Diese Reizkombination lockt den Marder immer wieder von einer bereits geschlagenen Beute weg. Es ist anzunehmen, dass auch die Geschmacksempfindung von Fleisch und Blut den Marder stark erregen und ihn so in eine erhöhte Aktionsbereitschaft versetzen.

Fleisch- und Blutgeruch intensivieren die Reaktionen des Marders und wirken hemmend auf den Fluchttrieb. Der „Besitz" einer Beute kann das Tier in einen „psychischen Ausnahmezustand" bringen, in dem es die übliche Fluchtdistanz (Hediger 1934) nicht mehr innehält und die Beute gegen den Menschen verteidigt.

3. Beobachtungen über das Verhalten des untersuchten Hausmarders gegenüber anderen Beuteobjekten:

a) Der Marder nimmt auch Aas an. Dabei behandelt er eine nach Aas riechende, aber bewegte Säugetier-Attrappe gleich wie ein lebendes Tier.

b) Fischgeruch wirkte bei meinem Versuchstier hemmend auf die Beuteerwerbsreaktion, dagegen erbeutete es einen Frosch und eine Eidechse.

LITERATUR

1939. Brock, F. *Die Grundlagen der Umweltforschung J. v. Uexküllls.* Zool. Anz., Bd. 12, S. 59-66.

1940. Goethe, F. *Beiträge zur Biologie des Iltis.* Z. Säugetierkde., Bd. 15, S. 186-212.

1934. Hediger, H. *Zur Biologie und Psychologie der Flucht bei Tieren.* Biol. Zbl., Bd. 54, S. 21-40.

1940. Herter, K. *Psychologische Untersuchungen an einem Mauswiesel.* Z. Tierpsychol., Bd. 3, S. 249-263.

1939*a*. Holzapfel, M. *Ueber Bewegungsstereotypien bei gehaltenen Säugern.* III. Mitt.: *Analyse der Bewegungsstereotypie eines Gürteltieres (Dasypus villosus Desm.).* Der Zool. Garten (N. F.), Bd. 10, S. 184-193.

1939*b*. —— *Die Entstehung einiger Bewegungsstereotypien bei gehaltenen Säugern und Vögeln.* Rev. suisse Zool., T. 46, p. 567-580.

1937. Lorenz, K. *Ueber die Bedeutung des Instinktbegriffs.* Naturwiss., Bd. 25, S. 289-300, 307-318, 324-330.

1930. Müller, D. *Sinnesphysiologische und psychologische Untersuchungen an Musteliden.* Z. vergl. Physiol., Bd. 12, S. 293-328.

1943. Schmidt, F. *Naturgeschichte des Baum- und des Steinmarders.* Monogr. Wildsäugetiere, Bd. 10, S. 132-244.

1943. Schmidt, Ph. *Nesträuber.* Schweiz. Naturschutz, Jg. 9, H. 1, S. 18-22.

1942. Tinbergen, N. *An Objectivistic Study of the Innate Behaviour of Animals.* E. J. Brill, Leiden.

1927. Wunder, W. *Sinnesphysiologische Untersuchungen über die Nahrungsaufnahme bei verschiedenen Knochenfischen.* Z. vergl. Physiol., Bd. 6, S. 67-98.

Tome 51, nos 11 à 25 — Juillet 1944

Mitgeteilt an der Generalversammlung der Schweizerischen Zoologischen Gesellschaft in Zürich, den 25. und 26. März 1944

Communications faites a l'Assemblée générale de la Société zoologique suisse, tenue a Zurich les 25 et 26 mars 1944

No 11. **F. E. Lehmann,** Bern. — Stoff, Struktur und Form in der Embryonalentwicklung der Tiere. Mit 2 Textabbildungen [1].

I. Embryonale Formbildung als physiologisches Problem.

Es ist eine Grundtatsache der tierischen Entwicklungsgeschichte, dass jedes höhere Tier, und sei es noch so kompliziert gebaut, aus einer einzigen scheinbar undifferenzierten Eizelle entsteht. Wie die Forschung des 19. Jahrhunderts erkannte, gestaltet sich das Ei Schritt für Schritt um, indem sich allmählich aus der gestaltlichen Einförmigkeit des Eies die organisierte Mannigfaltigkeit der embryonalen Körperform entwickelt. Dieser Entwicklungsgang ist innerhalb der grossen Verwandschaftskreise von erstaunlicher Gleichartigkeit. So dürfen wir unseren weiteren Betrachtungen die Entwicklung eines speziellen Formenkreises, nämlich der Amphibien, zugrunde legen und können dabei, gestützt auf die Verwandtschaft der grundlegenden Entwicklungsvorgänge, trotzdem

[1] Aus dem Zoologischen Institut der Universität Bern. Dieses Referat gibt mir eine willkommene Gelegenheit, denen meinen Dank abzustatten, die mir eine umfassende Einarbeitung in die Entwicklungsphysiologie ermöglicht haben. Mein Dank gilt der Rockefellerstiftung. Mit Hilfe der Fellowships, die sie mir gewährt hat, konnte ich 1926-28 in den Laboratorien Spemanns in Freiburg i/Br. und Harrisons in New Haven U.S.A., sowie 1937 im Institut von Runnström in Stockholm arbeiten. Der bernischen Hochschulstiftung und der Stiftung Dr. J. de Giacomi bin ich sehr verpflichtet für die Gewährung von Subventionen, die mir während mehr als 10 Jahren ein freizügiges Arbeiten in Bern gestattet haben. Ebenso wichtig wie die materielle Unterstützung war für das Fortschreiten meiner Arbeiten die freundschaftliche Anteilnahme und kritische Beratung, die Prof. Baltzer während nun bald 20 Jahren mir hat zuteil werden lassen. Ihm möchte ich die vorliegende Übersicht in Dankbarkeit zum 60. Geburtstage widmen.

allgemeinere Einsichten gewinnen, die nicht nur für die Amphibien sondern für die Wirbeltiere überhaupt gelten.

Zunächst organisiert sich das einzellige Ei durch fortlaufende Zellteilungen zu einer Keimblase, der Blastula, die aus morphologisch gleichartigen embryonalen Zellverbänden, den Blastemen aufgebaut ist. Dann beginnen sich die Blasteme in einer eigenartig teigig-amöboiden Bewegung zu verformen. Die Blasteme, die später den Darm und die mesodermalen Organe bilden werden, stülpen sich ins Keiminnere und gelangen dadurch in die endgültige Lage zueinander. Das Blastem, das später Nervensystem und Haut bilden wird, breitet sich zunächst stark in der Fläche aus und bildet das äussere Keimblatt, das Ektoderm. Dieser Vorgang, Gastrulation genannt, lässt den definitiven Schichtenbau des Embryos entstehen, er baut gleichsam den Grundplan der embryonalen Organisation auf. Aus den Blastemen der Gastrula entwickeln sich die Organe des Embryos. Das äussere Blatt lässt während der Neurulation die Haut und das Zentralnervensystem entstehen. Das mittlere Blatt bildet die wichtigsten Formelemente des Rumpfes, Skelett und Muskulatur, sowie die Extremitäten, ferner Urogenital- und Blutgefässystem. Das innere Blatt wird zum Darm und seinen Anhängen. Gleichzeitig mit der allmählichen Abgliederung und Ausformung der einzelnen Organe entsteht die typische Embryonalgestalt, aus der schliesslich die Form des erwachsenen Tieres hervorgeht (oftmals unter starker Veränderung der embryonalen Proportionen aber unter Beibehaltung des ursprünglichen Grundplanes).

Grundplanbildung und Embryonalentwicklung verlaufen bei den verschiedenen Wirbeltierklassen auffallend gleichartig. Das wird mit Recht als Ausdruck der stammesgeschichtlichen Verwandtschaft gewertet.

Doch die Formverwandtschaft der embryonalen Gestalten ist nicht das einzige Problem der embryologischen Forschung. Dem Basler W. His gebührt als einem der ersten das Verdienst die embryonale Formbildung als physiologisches Problem erkannt zu haben. Er sprach dies schon vor rund 70 Jahren aus: „Die Entwicklungsgeschichte ist eine physiologische Wissenschaft, sie hat den Aufbau jeder einzelnen Form aus dem Ei nach verschiedenen Phasen nicht allein zu beschreiben, sondern derart abzuleiten, dass jede Entwicklungsstufe mit allen ihren Besonderheiten als notwendige Folge der unmittelbar vorangegangenen erscheint. Schon bei der physiologischen Erklärung einer einzelnen Form, noch mehr bei derjenigen ganzer Formenreihen können Gesichtspunkte allgemeiner Art nicht ausbleiben, Gesichtspunkte von welchen sicherlich neues Licht über das Problem der organischen Form ausgehen wird.“ Und der um einige Jahre jüngere, mit His eng befreundete F. Miescher, der Entdecker der Nukleinsäuren, äusserte 1869 in einem Briefe: „Auch die physiologische Chemie wird den Weg einschlagen müssen, unter den

einfachsten äusseren Bedingungen lebender Organismen das Grundthema chemischer Bewegungen zu suchen. Es ist merkwürdig, wie nahe die beiden Aufgaben, die embryologische und die physiologisch-chemische miteinander verwandt sind. Es sind die einzigen Bestrebungen, die in letzter Instanz darauf ausgehen, die Lehre von den Organismen in untrennbaren Zusammenhang mit den übrigen Erfahrungswissenschaften zu bringen."

So haben Miescher und His wohl als Erste das Grundproblem der physiologischen Embryologie bereits erkannt, insbesondere das Problem: *embryonale Formbildung als physiologische Leistung*, woraus sich ohne weiteres die Frage nach den daran beteiligten physikalisch-chemischen Mitteln ergibt, nämlich nach den wirksamen Stoffen und Kräften.

II. Unsichtbare Strukturbildung als Grundlage sichtbarer Gestaltung: das Determinationsgeschehen.

Von diesen Fragen nach den physiologischen Mitteln embryonaler Formbildung führte in den vergangenen 70 Jahren ein sehr mühsamer Weg zu den ersten gesicherten Erkenntnissen. Es war der neu entstandenen entwicklungsmechanischen Forschung vorbehalten, bisher völlig unbekannte Grundlagen der Formbildung aufzudecken. Es zeigte sich bei allen Typen der Embryonalentwicklung und ganz besonders auch bei der Frühentwicklung der Wirbeltiere, dass die sichtbaren Formbildungsvorgänge, schon bevor sie ablaufen, in unsichtbaren Struktursystemen der Blasteme festgelegt oder determiniert sind. In der Regel geht also der sichtbaren Formbildung die entscheidende Phase der unsichtbaren Determination voraus. So ist es verständlich, dass die experimentelle Analyse der Determinationsvorgänge in den Mittelpunkt der klassischen Forschungen von Spemann und Harrison rückte. Wir wissen heute, dass bereits das, nur scheinbar undifferenzierte Ei, so auch dasjenige der Amphibien [6] [1] ein Muster weniger verschiedenartiger Plasmabereiche besitzt, die schon mit gewissen autonomen Entwicklungstendenzen begabt sind. Jeder dieser Bereiche enthält

[1] Die eingeklammerten Zahlen im Text verweisen auf diejenige zusammenfassende Darstellung im Literaturverzeichnis, in der sich nähere Angaben befinden.

einen besonderen Funktionszustand. Diese verschiedenen Keimbereiche gestalten sich während der Gastrulation um, reagieren miteinander und lenken das Determinationsgeschehen in gegenseitiger Beeinflussung im Sinne der normalen Formbildung. Das Determinationsgeschehen wird, wie wir sehen werden, zum Teil durch bestimmte Stoffe gesteuert. So stellt sich heute das physiologische Problem der Formbildung in einem ganz anderen Lichte als es seinerzeit His, der gedankliche Begründer der Entwicklungsphysiologie, vor Augen hatte. Wir haben uns zunächst einmal Rechenschaft abzulegen über die Eigenart und die Wandlung der unsichtbaren Funktionszustände, die von bestimmten Keimbereichen getragen werden. Dann ist zu untersuchen, wie das Determinationsgeschehen von der unsichtbaren Struktur zur sichtbaren Form führt. Erst wenn wir die Leistung der unsichtbaren Strukturen kennen, können wir die physiologischen Mittel, vor allem die stofflichen, in ihrer Bedeutung für das Determinationsgeschehen und damit auch für die Formbildung richtig würdigen. Gerade bei den Amphibien liegen neuere Versuche vor, die erkennen lassen, wie Stoffe die Struktur von unsichtbaren Funktionszuständen und damit auch die Formbildung beeinflussen. Der Titel dieses Referates umreisst diese Fragestellung, indem er auf Stoff, Struktur und Form in der embryonalen Entwicklung hinweist.

Wir wollen an zwei besonders gut untersuchten Beispielen diese Zusammenhänge zwischen stofflicher Wirkung, Struktur der Funktionszustände und Formbildung erörtern. Bei der Bildung der dorsalen Achsenorgane (Skelett, Muskulatur und Zentralnervensystem) sind zwei Blasteme der Gastrula beteiligt: das marginale Blastem oder die Randzone, die den Organisator enthält, baut Skelett und Muskulatur auf, das Ektoderm die Neuralanlage. Zunächst betrachten wir kurz die Physiologie des Organisators und daran anschliessend die Physiologie der Neurogenese.

III. Physiologie des Organisators.

a) *Struktur und Leistung des Organisatorblastems* (Fig. 1).

Als „Organisatorbereich" werden die Blasteme der jungen Gastrula bezeichnet, die während der Gastrulation das Urdarmdach und damit die Unterlagerung der Neuralplatte bilden. Wird

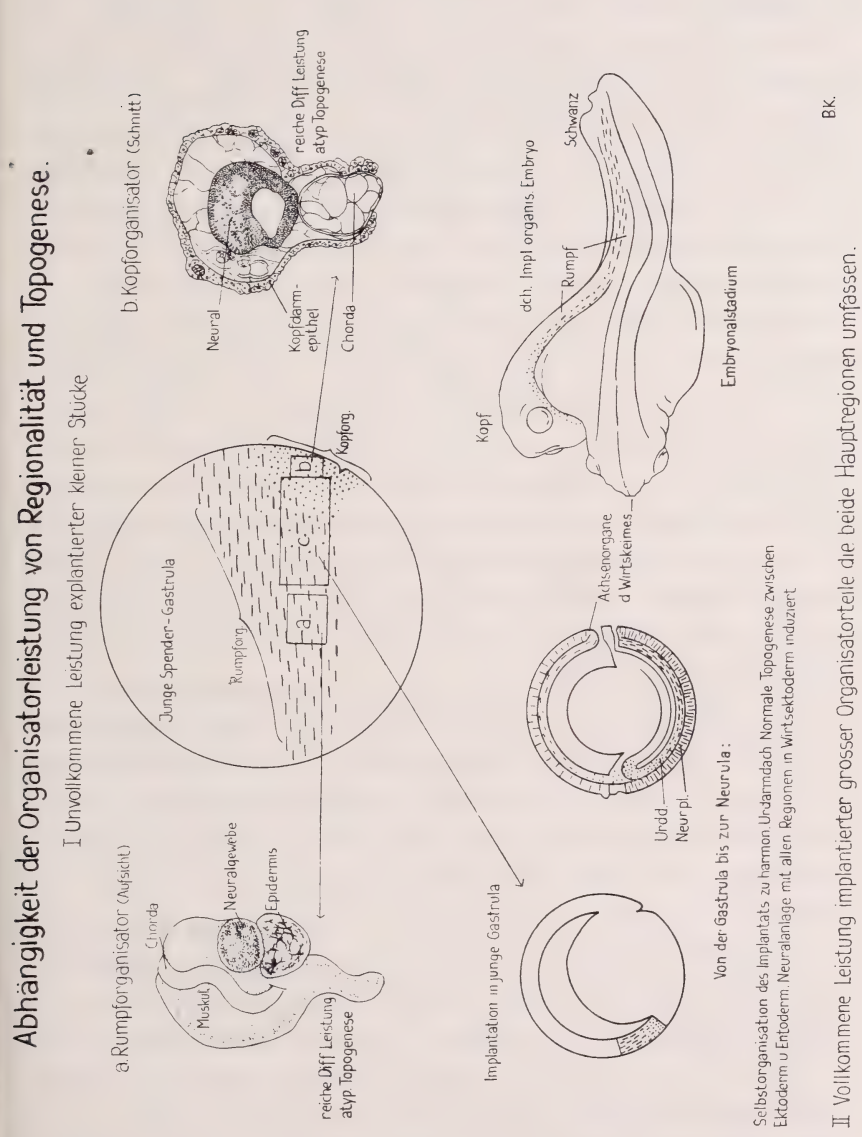


Fig. 1.

Zusammengestellt nach Abbildungen von Holtfreter [6] (obere Reihe), eigenen und B. Mayers Befunden [7] (untere Reihe).

nach SPEMANN [7] ein Teil des Organisatorbereiches auf die künftige Bauchseite einer jungen Gastrula verpflanzt, so organisiert das Transplantat aus sich selbst und unter Beiziehung der Nachbarblasteme des Wirtskeimes eine mehr oder weniger vollständige Embryonalanlage. Deshalb gab SPEMANN diesem Blastem die Bezeichnung „Organisator". Im Einzelnen beteiligt sich das Transplantat am Aufbau der mesodermalen Organe und das Wirtsektoderm wird veranlasst oder induziert, die gesamte Anlage des Nervensystems zu liefern (Fig. 1, untere Reihe). Eine vollständige Embryonalanlage mit allen Regionen wird organisiert, wenn zwei Bedingungen erfüllt sind: 1. Das Organisatorblastem muss genügend grosse Anteile der Kopf- und Rumpfunterlagerung enthalten. Kopfblastem vermag keine Rumpforgane und Rumpfblastem keinen Kopf zu bilden. 2. Das Organisatorblastem muss normal gastrulieren, d. h. seine Topogenese muss normal sein. Ein harmonisch gebautes Urdarmdach entsteht nur dann, wenn das Organisatorblastem sich zwischen Entoderm und Ektoderm ausbreiten kann. Ist die Topogenese gestört (Fig. 1, obere Reihe), so zeigt das Transplantat wohl reiche Differenzierungen, aber eine ganz atypische Formbildung wie in zahlreichen Explantaten (HOLTFRETER [6]).

Sind diese beiden Hauptbedingungen erfüllt, so entsteht die ganze Mannigfaltigkeit der Achsenorgane in harmonischen Proportionen und in normaler Lagebeziehung. Dabei spielt die Menge des Organisatormaterials innerhalb gewisser Grenzen keine wesentliche Rolle: ein gegenüber der Norm halb so grosses Urdarmdach organisiert sich eben so harmonisch wie ein solches, das doppelt so gross wie ein normales ist [7]. Die ursprünglich halbierten oder verdoppelten Blasteme müssen sich also während der Gastrulation unsichtbar so reorganisieren, dass die Formbildung nachher in harmonischen Proportionen abläuft. Diese Reorganisation wird offenbar dadurch ermöglicht, dass das Muster des Organisatorblastems zu Beginn der Gastrulation relativ einfach ist. Zunächst scheint nur ein Kopf- und ein Rumpfanteil vorhanden zu sein. Diese organisieren sich in zwei, der Norm entsprechende, quantitativ gestufte Blastemfelder. Damit ist der Ausgangspunkt für eine weitere harmonische Entwicklung geschaffen. Wir bezeichnen diese Phase der Ordnung der Blastemfelder als die Phase der „Selbstorganisation" [4].

b) *Segregation des Rumpforganisators in Chorda und mesodermales Blastem.*

Während der Gastrulation stabilisiert sich das Gefällesystem des Rumpforganisators. In seinem mittleren Bereich sondert sich allmählich ein Zellverband [3], der nur noch der Chordabildung fähig ist, während die seitlichen Blasteme einzig Tendenzen zur Mesodermbildung behalten. Die zunächst unsichtbare Sonderung oder Segregation kann durch Lithiumbehandlung zu Beginn der Gastrulation verhindert werden [3]. Nun werden die medianen Zellen zu Mesoderm. Es kann also hier der Ablauf der Segregation verschoben werden und zwar zu Gunsten des Mesoderms. Rhodanidbehandlung andererseits lässt den gesonderten Chordabereich zu Ungunsten des Mesoderms grösser werden (Ranzi). Diese Befunde lassen sich sehr gut verstehen, wenn wir folgendes annehmen [1, 3, 6]. Der Rumpforganisator enthält einen quantitativ gestuften Funktionszustand, dessen Aktivität im mittleren Bereich des Urdarmdaches am höchsten ist und von da nach den Seiten abnimmt. Nur der Bereich, dessen Aktivitätszustand oberhalb einer gewissen Grenze liegt, wird sich als chordabildendes Areal aussondern. Lithiumbehandlung verringert den Aktivitätszustand, das erforderliche Niveau wird überhaupt nicht erreicht, die mittleren Zellen kommen in die nächstniedrige Rangstufe und werden zu Muskelzellen. Rhodanidbehandlung erhöht den Aktivitätszustand; das erforderliche Niveau wird in einem übernormal grossen Bereich erreicht und die Chorda wird zu gross. Diese Annahme postuliert also: 1. dass im Bereich des Rumpforganisators ein quantitativ gestufter Funktionszustand herrscht; 2. dass durch ein quantitativ bestimmtes Niveau des Funktionszustandes die Sonderung der qualitativ verschiedenen Bereiche von Chorda und Mesoderm bestimmt wird; 3. dass stoffliche Einwirkungen durch Veränderung des Gefälles die Sonderung des chordabildenden Areals fördern oder hemmen.

Die Annahme von der Rolle von Gefällestufen für die Organbildung ist durch die entwicklungsphysiologischen Experimente am Seeigelkeim [2, 5] weitgehend gesichert worden. Sie hat auch für den Amphibienkeim grossen Wahrscheinlichkeitswert [1]. Denn alle bis jetzt bekannten Befunde stehen mit ihr in guter Übereinstimmung.

c) *Die Segregation der mesodermalen Organe.*

Das Mesoderm bleibt nach Abgliederung der Chorda weiterhin ein quantitativ gestuftes Blastemfeld, wie YAMADA [1] fand. Noch auf dem Stadium der jungen Neurula entscheidet die Ranghöhe des Gefälles (Fig. 2) über die Qualität der organbildenden Bereiche. Wird künftiges Myotommaterial ohne Chorda isoliert, so sinkt sein Niveau auf die nächstniedrige Stufe und es bildet Niere. Kommt umgekehrt künftiges Blutzellenmaterial in Kontakt mit Chorda, so wird es im Niveau gehoben und es entwickelt z. T. Nierenkanälchen. Sehr vieles spricht dafür, dass auch dieser mesodermale Funktionszustand massgebend durch stoffliche Faktoren beeinflusst und durch bestimmte Stoffverteilungen ausgezeichnet wird.

Die Analyse des Determinationsgeschehens im Organisatorbereich führt uns auf einige wichtige Prinzipien (s. Tabelle 1): 1. Der Funktionszustand eines Blastems ist gefälleartig gestuft und besitzt zunächst keine besonderen organbildenden Bereiche. Wird ein solches Blastemfeld vergrössert oder verkleinert, so ist es trotzdem harmonischer Selbstorganisation fähig. 2. Die Sonderung oder Segregation der qualitativ verschiedenen organbildenden Areale in einem Blastem wird bestimmt durch quantitative Rangstufen des ursprünglichen Feldes. Diese Stufung kann durch chemische Einwirkunger verschoben werden. 3. Die normale räumliche Ausgestaltung, die Topogenese eines Blastems ist von grundlegender Bedeutung für die normale Feldgliederung.

IV. Physiologie der Neurogenese.

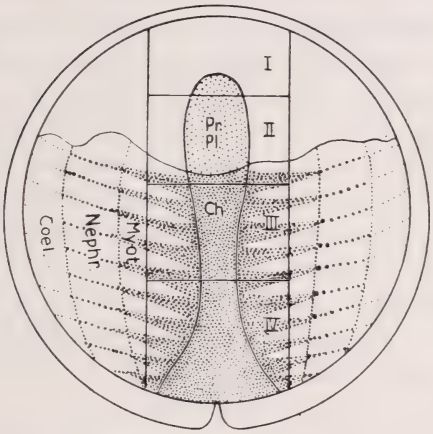
Die Entwicklung des Nervensystems bietet deshalb besonderes Interesse, weil der Mutterboden der Neuralplatte, das Ektoderm, vor der Gastrulation keinen spezifisch neuralen Funktionszustand besitzt. Während der Organisatorbereich bereits auf dem Eistadium

---

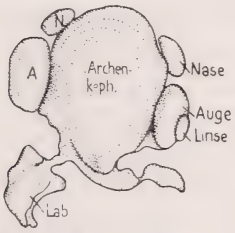
Fig. 2.

Zusammengestellt nach den Angaben von VOGT [7], MANGOLD [7] und CHUANG [6]. Die Rechtecke im Urdarmdach der Neurula geben den Umfang der Bereiche an, die auf ihr regionales Induktionsvermögen von MANGOLD geprüft wurden. Die Gefällestruktur im Mesoderm der Neurula ist durch verschiedenartige Punktierung angedeutet. Die Niveaugrenzen der einzelnen Bereiche sind etwas willkürlich eingesetzt.

Dorsalansicht des Urdarmdachs der jungen Neurula nach Entfernung der Neuralplatte

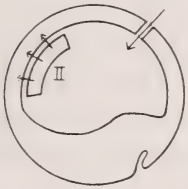


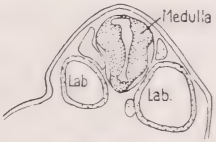
Induktionsleistungen von:



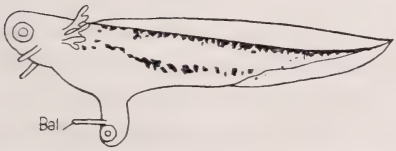
Region II. Vordere Hirnteile

Implantation von Region II in Gastrula

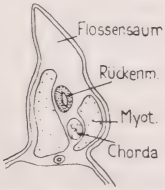




Region III: Hintere Hirnteile



Regionalspezifische Induktionsleistung des Implantats II: Auge und Gehirn



Region IV. Rumpf- und Schwanzteile

Regionale Struktur des Urdarmdachs der Neurula

BK.

mit autonomen Tendenzen ausgestattet ist, entsteht das neurale Blastemfeld erst während der Gastrulation unter der induzierenden Einwirkung des Urdarmdachs. Aus den zahlreichen Versuchen der letzten Jahrzehnte [1, 4, 6, 7] geht hervor, dass ein normales Nervensystem mit allen Regionen unter folgenden Bedingungen entsteht: 1. Das reagierende Ektoderm muss sich in der "kompetenten" Phase (NEEDHAM, WADDINGTON) befinden, das ist die Periode der jungen Gastrula. Nur während einer kurzen Zeit ist es voll reaktionsfähig und verliert dann mit zunehmendem Alter seine Ansprechbarkeit. 2. Das unterlagernde Organisatorblastem muss vollständige Kopf- und Rumpffelder enthalten. 3. Die räumliche Ordnung, die Topik des reagierenden Ektoderms, sowie des induzierenden Organisators muss der normalen Topik im wesentlichen entsprechen.

Je weniger alle drei Bedingungen oder einzelne von ihnen erfüllt sind, umso atypischer werden die entstehenden Neuralgebilde.

Die induzierende Wirkung des Organisators ist rein auslösend. Das beweisen die Versuche mit toten Induktoren [4]. Abgetötete Stückchen gewisser Organe, unter kompetentes Ektoderm gebracht, veranlassen dieses, ganze Organkomplexe zu bilden. Drei Haupttypen von Funktionszuständen [4, 6] können im Ektoderm induziert werden: 1. Der „archenkephale": hier entstehen Gebilde der vorderen Kopfregion mit Vorderhirn, Nase und Augen (Fig. 2). 2. Der „deuterenkephale" mit Organen der hinteren Kopfregion: Hinterhirn und Labyrinth (Fig. 2). 3. Der „spino-caudale" mit Chorda, Somiten, Rückenmark, Flossensaum und Schwanzknospe (Fig. 2). Bestimmte stoffliche Faktoren lösen also, ebenso wie bestimmte Regionen lebenden Urdarmdaches (Fig. 2) zunächst im Ektoderm einen einheitlichen regionalspezifischen Funktionszustand aus. Das ist die unmittelbare Wirkung der stofflichen Induktion. Die Ausbildung eines komplexen, oftmals harmonischen Musters von einzelnen Organbereichen erfolgt weitgehend autonom als „selbstorganisatorische" Leistung, nach den gleichen Prinzipien wie beim Organisator selbst. Das Nervensystem entsteht also zunächst auf der Grundlage von zwei bis drei verschiedenen, in sich einheitlichen Funktionszuständen, die während der Gastrulation im kompetenten Ektoderm durch die Wirkung der Urdarmdachregionen (II, III, IV) hervorgerufen werden. Diese Felder (das archenkephale, das deuterenkephale und das spino-caudale) orga-

nisieren sich selbst, sind aber dabei angewiesen auf die Topik des Urdarmdaches [4].

Werden diese wenigen regionalspezifischen Funktionszustände durch verschiedenartige Stoffe aktiviert ? Es liegen heute bereits die ersten erfolgversprechenden Versuche zur Spezifizierung der verschiedenen Faktoren vor [4]. Der stoffliche Faktor für Rumpf-Schwanzgebilde (in Lebergewebe reichlich enthalten) ist sehr empfindlich gegen Siedehitze. Nur ganz kurz dauernder Kontakt der Induktoren mit heissem Wasser steigert ihre spino-caudale Wirksamkeit. Dabei nimmt ihr Gehalt an nachweisbaren SH-Gruppen zu. Aber schon etwas länger dauernde Hitzebehandlung vernichtet die spino-caudale Wirksamkeit. So spricht viel dafür, dass der hitzelabile Rumpf-Schwanzfaktor proteinartig ist (Brachet [6]). Dem gegenüber ist der archenkephale Faktor relativ kochbeständig. Erst anderthalbstündige Kochbehandlung zerstört das Induktionsvermögen vollständig. Solche Stücke enthalten keine Nukleinsäure mehr. Denn diese wird durch länger dauerndes Kochen in wasserlösliche Bruchstücke gespalten und aus dem Gewebe ausgezogen. Schon das spricht dafür, dass der archenkephale Faktor auf der Wirkung von Nukleinsäuren beruht. Werden Induktorstücke mit einem hochgereinigten Präparat von Ribonuklease, die nur die Nukleinsäuren abbaut, behandelt, so verlieren sie ihr Induktionsvermögen vollständig (Brachet). Hier wird also nur die Nukleinsäure aus dem Gewebe entfernt, die verbleibenden Anteile der Proteine, Lipoide, etc. sind allein nicht induktionsfähig. Von diesen zunächst noch provisorischen Befunden aus sollte es möglich sein, die chemische Natur der neuralinduzierenden Proteine und Nukleotide weiter zu analysieren. Heute schon bestehen Hinweise dafür, dass der archenkephale und der spino-caudale Faktor chemisch voneinander verschieden sind.

Neben diesen, in manchen Geweben reichlich vorkommenden Stoffen wurden noch verschiedene Kohlenwasserstoffe von Needham, Waddington [1] u. a. gefunden, die sich durch starke Induktionswirkungen auszeichnen und schon in relativ geringen Dosen wirksam sind. Bemerkenswert ist, dass verschiedene dieser Stoffe auch noch carcinogene oder östrogene Wirkungen ausüben. Ob diese verschiedenen Stoffe im kompetenten Ektoderm an den gleichen Zellsystemen ansetzen ist noch völlig unbekannt. Vieles spricht dafür, dass die Mitochondrien, die sich während

der neuralen Induktion im Ektoderm stark vermehren, durch die genannten chemischen Einwirkungen beeinflusst werden (BRACHET). Ihr Reichtum an Nukleinsäuren, Lipoiden und Enzymen liesse es als denkbar erscheinen, dass sie durch verschiedenartige Stoffe, wie Nukleotide, Proteinbruchstücke oder Kohlenwasserstoffe aktiviert werden könnten. Dieser Aktivitätszustand, der dem Ektoderm in seiner kompetenten Phase durch relativ unspezifische Mittel aufgezwungen wird, könnte ausreichen, um das Niveau des neuralen Funktionszustandes zu erreichen. Ist dieses Niveau einmal erreicht, so sind die weiteren, sehr komplexen Vorgänge eine spezifische Leistung des Blastems selbst.

Angesichts dieser Verhältnisse wäre es durchaus unrichtig, die neuralinduzierenden Substanzen etwa als Organisatorstoffe zu bezeichnen. Es sind „Induktorstoffe", deren Spezifität erst noch weiter abgeklärt werden muss.

V. Wirksame Substanzen als Induktoren und Modifikatoren von Determinationsvorgängen.

Aus den Beispielen, die hier dargestellt wurden, lassen sich einige allgemeine Prinzipien ableiten und Aussagen darüber machen, wie stoffliche Faktoren in das Determinationsgeschehen eingreifen. Wir können bei der Determination embryonaler Organe zwei Hauptperioden unterscheiden, die wir im folgenden kurz betrachten wollen (s. Tabelle 1).

Fussnoten Seite 345:

[1] Ich schlage vor, den Begriff „Feld" als Bezeichnung für lebende Systeme, die einen gefälleartigen Funktionszustand tragen, zu ersetzen durch „Blastemfeld". Handelt es sich aber um eine noch unsichtbare, bereits scharf gesonderte Anlage, so sollte diese als „Bereich" oder „Areal" bezeichnet werden, während für Bezirke erwachsener Tiere, die gleiche Regenerationstendenzen besitzen, der von GUYÉNOT eingeführte Begriff „Territorium" beibehalten werden sollte. Das Blastemfeld wird von einem, in manchen Fällen stofflich umstimmbaren Zustand des Blastems repräsentiert, der offenbar an bestimmte biochemische Leistungen gebunden ist. Wir sprechen deshalb mit voller Absicht von einem „Funktionszustand".

[2] Zum neu eingeführten Begriff der „Selbstorganisation", siehe LEHMANN [3] 1937, S. 525.

[3] Wir übernehmen hier eine Bezeichnung LILLIES [6] in stark eingeschränkter Bedeutung. Denn der Ausdruck „Segregation" bezeichnet diese Phase des Determinationsgeschehens sehr zutreffend.

[4] Den Begriff „Topogenese" zur Bezeichnung von Gestaltungsvorgängen führe ich neu ein, weil er eine einfache, auch im Englischen und Französischen brauchbare Benennung der Gestaltungsvorgänge erlaubt.

[5] Der Begriff „Affinität" wird hier so verwendet, wie HOLTFRETER (1939) ihn umschrieb.

TABELLE 1.

Schematische Übersicht über die Aufeinanderfolge der Phasen unsichtbarer Struktur- und sichtbarer Formbildung in der blastematischen Morphogenese bei Echinodermen und Wirbeltieren.

I. Unsichtbare Determination.

1. *Phase der Selbstorganisation der Blastemfelder.* — Blasteme, d. h. Verbände embryonaler Zellen, eingebettet in einem kontinuierlichen System ektoplasmatischer Grenzflächen (Matrix), sind Träger einheitlicher Funktionszustände [1]. Der junge Echinodermen- oder Amphibienkeim besteht aus einem Muster weniger Blastemfelder, die gefälleartig gestuft und ohne scharfe Grenzen sind. Sie enthalten kein eigentliches Anlagenmuster. Blastemfelder werden im Verlaufe der Entwicklung auch durch stoffliche Faktoren in einem kompetenten Blastem während einer spezifischen Phase induziert. Geteilte oder zusammengefügte Blastemfelder organisieren sich selbst [2] zu einer neuen Einheit (Grundlage des Regulationsgeschehens).

2. *Phase der Segregation organbildender Bereiche* [3]. — Ohne dass ein Blastem eine wesentliche Gestaltänderung zu zeigen braucht, entstehen in ihm auf der Grundlage des selbstorganisierten Gefälles unsichtbare, qualitativ verschiedene organbildende Bereiche, d. h. ein echtes Muster von Anlagen. Die Gefällestufung kann durch stoffliche Einwirkungen modifiziert werden (z. B. durch Li und Rhodanid).

II. Sichtbare Formbildung.

3. *Phase der Topogenese* [4] *(der räumlichen Ausgestaltung).* — Auf der Grundlage der gesonderten organbildenden Bereiche erfolgt die Bildung der Keimblätter und die Ausformung und die Abgrenzung der Organe. In den organbildenden Bereichen treten spezifisch verschiedene Gestaltungstendenzen und Affinitäten [5] (anziehende und abstossende Kräfte gegenüber den Nachbarblastemen) auf.

4. *Phase der Histogenese.* — Die Organe, zunächst noch aus embryonalen Zellen bestehend, entwickeln charakteristische, verschieden differenzierte Zelltypen im Zusammenhang mit der Aufnahme der Funktionen des larvalen und erwachsenen Organismus.

1. *Stoffliche Induktion von Blastemfeldern.*

Bei Echinodermen und Wirbeltieren ist die Grundlage zahlreicher Formbildungsvorgänge ein einheitliches, quantitativ gestuftes Blastemfeld. Das scheint ein wichtiges Prinzip der blastematischen Morphogenese nicht nur in der embryonalen Formbildung, sondern auch im Regenerationsgeschehen zu sein. Solche Felder können vom Eistadium an vorhanden sein, wie der Organisator oder die Felder des Seeigeleies, oder sie bilden sich erst später in einem kompetenten Blastem während einer spezifischen Phase (Neurogenese im Gastrulaektoderm). Die stofflichen Einflüsse des Organisators induzieren das Ektoderm, einen neuralen Funktionszustand zu bilden, der sich als eigentliche selbstorganisatorische Leistung des Blastems aufbaut. So verstehen wir unter embryonaler Induktion ganz allgemein stoffliche Einwirkungen, die das beeinflusste Blastem zu selbstorganisatorischer Bildung eines Feldes veranlassten (Induktion der Linse, Nase, des Labyrinthes etc.). So muss das Organisatorblastem einerseits als der spezielle „Induktor" des Nervensystems bezeichnet werden, andererseits ist es aber dank seiner selbstorganisatorischen und assimilatorischen Fähigkeiten [7] zugleich der „Organisator" einer ganzen Embryonalanlage.

2. *Stoffliche Modifikation der Segregation von organbildenden Bereichen.*

Jedes Blastemfeld zeigt eine graduelle Stufung seines Funktionszustandes. Dieses kontinuierliche Gefälle bildet die Grundlage für die Sonderung der qualitativ verschiedenen organbildenden Bereiche während einer spezifischen Phase. So sondert sich der chordabildende Bereich erst während der Gastrulation aus dem Blastemfeld des Rumpforganisators und nach der Neurulation gliedert sich das mesodermale Blastem in die Areale der Myotome, Nieren, der Seitenplatte und der Blutzellen auf der Grundlage eines quantitativen Gefälles. Dabei gelten, aber nur für embryonale Blasteme, folgende Regeln: 1. Die organbildenden Areale sind alternativ in ihrer Morphogenese, es gibt keine Übergänge zwischen neural und epidermal, chordal und mesodermal, Muskel- und Nierengewebe (Prinzip der organogenetischen Alternanz). Wenn intermediäre Typen auftreten, sind sie unverhältnismässig selten. 2. Die organbildenden Areale sind räumlich geschlossen und durch-

dringen sich meistens nicht (Prinzip der topischen Exklusivität). 3. Die Segregation hängt ab von der Stärke des Funktionszustandes in dem sich das Blastemfeld befindet. Starke Funktionszustände ermöglichen rasch verlaufende Sonderungsvorgänge mit geringer Variabilität, schwache Funktionszustände bedingen eine gehemmte Sonderung mit grosser Variabilität (vergl. insbesondere die Entwicklung von Seeigelkeimen mit abgeschwächten Gefällen [Hörstadius [2]). 4. Die Segregation wird bestimmt durch die quantitative Stufung des Blastemfeldes. Zu jedem Niveau gehört ein bestimmter Organbereich. Das Gefälle des Blastemfeldes kann experimentell gehoben oder gesenkt werden, vor allem auch durch stoffliche Einwirkungen. In diesen Fällen wirken die Stoffe als Modifikatoren bereits vorhandener gefälleartiger Funktionszustände.

Diese knappe Übersicht lässt uns erkennen, dass die Stoffe die als Induktoren oder Modifikatoren in das Determinationsgeschehen eingreifen, die Formbildungsvorgänge entscheidend beeinflussen. Stoffe können darüber entscheiden, ob Gastrulaektoderm zu Haut oder komplizierten Gehirnteilen wird, ob sich Organisatorblastem zu Skelett oder zu Muskulatur entwickelt. Doch darf über diesen erstaunlichen Stoffwirkungen die Rolle des Blastems selbst nicht übersehen werden. Nur in relativ kurzdauernden, kritischen Phasen ist diese Lenkung des Determinationsgeschehens in einem Blastem möglich. Seine phasenspezifische Ansprechbarkeit auf chemische Wirkungen entwickelt sich autonom, ebenso wie die Fähigkeit auf eine Induktionswirkung mit einer sehr komplizierten Formbildungsleistung zu antworten. Auch ist die Bildung eines Blastemfeldes nach induktiver Beeinflussung eine mehr oder weniger spezifische Leistung des lebenden Zellverbandes. Ferner ist es eine inhärente Eigenschaft bestimmter Anteile eines Blastemfeldes, in Zuordnung zu einem quantitativen Niveau eines Gefälles eine bestimmte Organanlage zu bilden. Wie ist angesichts dieser Umstände die Rolle chemischer Faktoren im Determinationsgeschehen zu bewerten ?

Die Auffindung verschiedener, zum Teil hochwirksamer Stoffe, die wichtige Formbildungsvorgänge in Gang setzen, wie der neuralen Induktionsstoffe, der Geschlechtshormone und der Metamorphosehormone hat vor allem bei Biochemikern die Meinung aufkommen lassen, dass mit diesen Funden schon ein wesentlicher Teil

des Problems der tierischen Formbildung gelöst sei. Diese Meinung hat sich als unzutreffend erwiesen.

Man muss daran denken, dass die formbildenden Systeme, bestehen sie nun aus embryonalen Blastemen oder aus erwachsenen Geweben, ausserordentlich komplex organisiert sind. Zahlreiche Zellen, von denen jede selbst eine kleine Welt funktionierender Cytosysteme umfasst, sind in einem Blastem zu einer neuen, suprazellulären Einheit zusammengefasst oder integriert. Auf der einen Seite stellt beispielsweise das Blastem des Organisators oder der Neuralplatte eine elementare, als Ganzes funktionierende Einheit dar; es besteht, wie wir sahen in solchen Blastemen, ein einheitlicher quantitativ gestufter Funktionszustand. Aber auf der anderen Seite ist diese Einheit eine Integration der Tätigkeit der Zellkerne, des Ektoplasmas, der Mitochondrien, alles Cytosysteme, in denen selbst wieder hochkomplizierte chemische Systeme zusammengefügt sind: Strukturelemente, aufgebaut aus Proteinen, Phosphatiden, Sterinen und Nukleotiden, sowie eng gekoppelten Enzymsystemen.

Wie wir sahen, vermögen nun stoffliche Einwirkungen die Leistungen dieser komplexen Einheiten tiefgreifend zu beeinflussen. Beim heutigen Stand der Forschung ist es aber ausgeschlossen zu sagen, welche Teilsysteme eines Blastemes durch die einwirkenden Stoffe in ihrer Funktion verändert werden. Im Augenblick sind wir nur in der Lage, die Gesamtfunktion gewisser Blasteme in reproduzierbarer Weise zu lenken. Diese Gesamtfunktion besteht in der Aufrechterhaltung gefälleartiger Funktionszustände, im Ablauf von Segregationsvorgängen, in topogenetischen Leistungen und endlich auch in der sichtbaren Formbildung und Differenzierung von Organen. Die bis heute gefundenen stofflichen Einflüsse können wir nur im Rahmen dieser Blastemfunktionen zutreffend umschreiben, indem wir feststellen, dass gewisse Grundvorgänge tierischer Formbildung, die Determinationsprozesse, durch Stoffe in Gang gesetzt (induziert) oder gesteuert (modifiziert) werden. Aber die Eigenschaften dieser wirksamen Stoffe vermögen uns nur wenig zu sagen über die von ihnen gelenkten Funktionen, so wenig wie in einem grossen Bahnhof Abfahrtssignale, Lichter und Weichen über das Wesen des Verkehrs Auskunft geben, der durch sie gesteuert wird.

So hat uns die Auffindung stofflicher Faktoren, die in die Grundvorgänge der Formbildung eingreifen, zunächst noch keine umfassenden Einblicke in die physiologisch-chemischen Prozesse verschafft, an die das Determinationsgeschehen gebunden ist. Das wird erst möglich sein, wenn die histophysiologischen Methoden so ausgebaut sind, dass sie es uns gestatten, feinbauliche Änderungen und stoffliche Umsetzungen in den Blastemen zu verfolgen. Obwohl heute bereits vielversprechende Ansätze vorliegen (vor allem in der

Erforschung des Nukleinsäureumsatzes in den Geweben durch Caspersson und Brachet), sind wir noch weit von tieferen Einsichten entfernt. Es wäre nicht richtig, hier dem Gang der Forschung durch mangelhaft fundierte Hypothesen vorzugreifen. Mögen sich im übrigen die Forschungen der modernen Histophysiologie schnell oder langsam entwickeln, die physiologische Analyse des Determinationsgeschehens braucht deshalb nicht still zur stehen.

Die Auffindung stofflicher Faktoren, die die Formbildungsvorgänge beeinflussen, hat uns Forschungsmethoden von grösstem Wert in die Hand gegeben. Sie setzt uns in den Stand, stoffliche Einwirkungen mengenmässig sehr genau zu dosieren, Stoffe lokal auf gewisse Keimregionen einwirken zu lassen oder sie zeitlich begrenzt, während bestimmter Phasen zur Anwendung zu bringen. Diese Methoden erlauben uns eine Präzision in der Analyse des Determinationsgeschehens, wie sie bei der Verwendung lebender Transplantate kaum oder überhaupt nicht erreicht werden kann. So ist uns im letzten Jahrzehnt ein neuer Weg erschlossen worden, die Tätigkeit und Funktion formbildender Strukturen genauer zu erforschen.

Diese Betrachtungen dürften uns zugleich auch die gewaltige Kluft deutlich gemacht haben, die die anorganische Formbildung, etwa der Kristalle oder der Somatoide von der biologischen Formbildung trennt. Die Bildungsbedingungen und der Gitterbau anorganischer Formen lassen sich im grossen ganzen mit Hilfe der modernen Methoden erfassen. Embryonale Formbildung dagegen wird von Systemen getragen, die in der Kompliziertheit ihrer strukturellen und funktionellen Organisation vorderhand noch undurchschaubar sind. Aber mit der Betonung dieses fundamentalen Unterschiedes wird die Sachlage nicht ausreichend gekennzeichnet. Ebenso zwingend drängt sich uns auch der Eindruck auf, dass im Anorganischen wie im Biologischen gestaltete Gebilde entstehen, worauf vor allem Kohlschütter und Niggli hingewiesen haben. Trotz ihres komplizierten Aufbaues dürfen wir diese Gestalten als physische Einheiten behandeln, handle es sich um Organe oder um Kristalle. Für beide gelten gewisse grundlegende Gesetzmässigkeiten der Form, die sich in den Ausdrücken der im Aufschwung begriffenen Gestaltlehre besonders gut formulieren lassen. So ergeben sich, trotz wesentlicher Verschiedenheiten,

fruchtbare Berührungspunkte zwischen anorganischer und biologischer Formbildungsforschung.

Kehren wir zum Ausgangspunkt unserer Betrachtungen zurück. Vor rund sieben Jahrzehnten haben MIESCHER und HIS erkannt, dass die embryonale Formbildung ein physiologisches Problem sei. Heute sind wir daran, die ersten grundlegenden Prinzipien der physiologischen Embryologie zu formulieren. Wir wissen von der grundlegenden Bedeutung unsichtbarer Strukturen, die sich während des Determinationsgeschehens entwickeln und auf denen die sichtbaren Formbildungsvorgänge aufbauen. Wir können experimentell nachweisen, dass bestimmte Stoffe in die Vorgänge der unsichtbaren Strukturbildung eingreifen, sei es induzierend, sei es modifizierend. Doch die komplexe strukturelle und physiologisch-chemische Organisation der embryonalen Blasteme ist bis jetzt für die Forschung unzugänglich geblieben. Hüten wir uns davor, diese unbekannte Welt durch einen vereinfachenden pseudochemischen Schematismus „erklären" zu wollen. Wir dürfen von den neuen histophysiologischen Methoden manchen Einblick in Gebiete erhoffen, die uns heute verschlossen erscheinen. Hier bietet sich der Zusammenarbeit der verschiedensten Forschungszweige, von der morphologischen Embryologie bis zur Biochemie ein dankbares Feld und die Hoffnung auf neue Erkenntnisse.

LITERATUR

Die im vorstehenden Referat angeführten Spezialarbeiten sind in folgenden zusammenfassenden Darstellungen zu finden:

(1) 1940. DALCQ, A. *L'œuf et son dynamisme organisateur.* Albin Michel, Paris.

(2) 1939. HÖRSTADIUS, S. *The mechanics of sea urchin development, studied by operative methods.* Biolog. Rev. Cambridge. 14.

(3) 1937. LEHMANN, F. E. *Die Wirkungsweise chemischer Faktoren in der Embryonalentwicklung der Tiere.* Rev. suisse Zool. 44.

(4) 1942. —— *Spezifische Stoffwirkungen bei der Induktion des Nervensystems der Amphibien.* Naturwiss. 30.

(5) 1941. LINDAHL, P. E. *Physiologische Probleme der Entwicklung und Formbildung der Seeigelkeime.* Naturwiss. 29.

(6) 1943. ROTMANN, E. *Entwicklungsphysiologie.* Fortschr. Zool. 7.

(7) 1936. SPEMANN, H. *Experimentelle Beiträge zu einer Theorie der Entwicklung.* Springer, Berlin.

N° 12. **H. Mislin,** Zoologisches Institut Basel. — Zum Problem der Herzautomatie bei *Helix pomatia* L.[1] Mit 6 Textabbildungen.

In der umfangreichen Literatur über die Herzphysiologie der Mollusken stösst man auf zwei grundsätzlich verschiedene Auffassungen von den eigentlichen Ursachen der Herzbewegungen.

Während für v. Skramlik, Biering, Türk, Noll und Eichler (1929—1940) der Spannungszustand der Herzwand die Hauptbedingung für die automatisch-rhythmische Tätigkeit ist, so sind Jordan, Wolvekamp und Willems (1929—1934) der Meinung, dass — jedenfalls bei der Weinbergschnecke — die eine Herzbewegung verursachende Reizbildung unabhängig ist von der herrschenden Wandspannung.

Die Tatsache, dass die isolierten *Helix*-Herzteile in ungespanntem Zustande und nach vollständiger Entfernung des Residualblutes ihre spontanen Kontraktionen einige Minuten bis mehrere Stunden und wiederholt sogar 5—7 Tage fortsetzen, wurde von mir an 100 Sommertieren und an 200 Wintertieren gefunden; wodurch entsprechende Befunde von Willems eine Bestätigung erhalten.

Andererseits aber wendet sich v. Skramlik mit Recht gegen die Methode Willems', mittels welcher Letzterer die automatische Tätigkeit der isolierten Herzteile graphisch verzeichnen wollte. Er weist darauf hin, dass durch die Befestigung des isolierten Organs an einem Registrierhebel, das Gebilde in irgend einer Weise einem Zuge ausgesetzt ist und dass deshalb mit dieser Methode kein objektiver Beweis für die spontan-automatische Aktivität erbracht worden ist.

Nachdem ich im Zusammenhang mit experimentellen Untersuchungen über die Wirksamkeit der aktiv-pulsierenden Flughautgefässe bei Kleinfledermäusen und Flughunden, neben einer Reihe anderer Herzbildungen bei Wirbeltieren und Wirbellosen, auch die Herzbewegungen der Weinbergschnecke photo-elektrisch registrier-

---

[1] Mit Unterstützung der Arbeitsgemeinschaft Pro Helvetia.

te (Abb. 1), kann ich nunmehr eine verhältnismässig einfachere Anordnung mitteilen, die eine direkte optische Registrierung der Herzbewegung gestattet (s. Abb. 2).

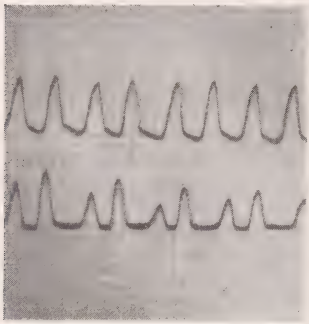


Abb. 1.
Kurven der photoelektrischen Registrierung der spontanen Kontraktionen beim *Helix*-Herz. Die obere Kurve zeigt regelmässige Ventrikelbewegungen 5 Stunden nach Isolierung. An der unteren Kurve ist ein Alternanz-Rhythmus 15 Minuten nach Isolierung zu erkennen. Die weissen Vertikalstriche sind 2-Sekunden-Marken.

Das Herz wird zusammen mit dem Anfangsstück der Aorta und dem Endstück der Vena pulmonalis ausgeschnitten und in ein Uhrglasschälchen mit Hämolymphe oder Helixringer nach Blanc, Chambon, Jullien und Morin eingelegt und durch Mikroprojektion mit rechtwinklig abgelenktem Strahlengang im Spalt eines Photokymographions abgebildet. Die Scharfeinstellung des Wandabschnittes eines beliebigen Herzteiles erfolgt hinter der Vorsatzsammellinse des Kymographions, direkt auf der Ebene des Photopapiers. Die Spaltweite wird durch eine zusätzlich vorgeschaltete Schiebevorrichtung bestimmt, so dass der 12 cm breite Registrierstreifen maximal ausgenützt werden kann. Als Lichtquelle eignet sich eine Leitzspeziallampe 6 V 5 A mit Transformator zur Höchstbelastung von 6 Ampère. Wesentlich ist, dass bei der Abbildung der ganze Spalt gleichmässig ausgeleuchtet wird. Das Umkehrprisma

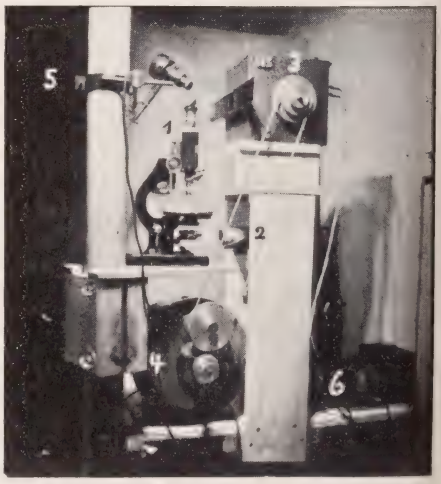


Abb. 2.
Anordnung für direkte optische Registrierung: 1. Mikroskop mit Prisma; 2. Lichtquelle; 3. Photokymographion mit Spaltschieber; 4. 30-Stufengetriebe; 5. optischer Zeitmarkierer; 6. Nockenscheibe mit Synchronmotor.

hat parallel zur Kymographionfront zu stehen und das Mikroskop selbst wird an einer Gleitschiene verschoben. Zur Verhinderung einer Erwärmung des Untersuchungsobjektes wird mit Wärmeschutzgläsern in mehrfacher Schicht gefiltert.

Die Trommel der Rollfilmkamera wird mit einem 30-Stufengetriebe gedreht. Sämtliche in dieser Mitteilung abgebildeten Kurven wurden bei einer Umdrehungszeit von 36 Sek. gewonnen.

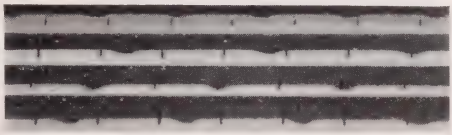


Abb. 3.

Mikroprojektion des isolierten *Helix*-Herzens photokymographisch registriert. Die beiden mittleren Kurven zeigen die Automatie der Herzkammer, die obere und untere beim Vorhof.

Zur optischen Zeitschreibung wird über eine Nockenscheibe alle 3 Sek. ein Lichtstrahl auf die Objektabbildung im Spalt scharf projiziert. Der Zeitmarkierer ist auf der Höhe des Okularprismas verschiebbar angebracht und wird mit einem Synchronmotor betrieben. Wie die Abbildung zeigt, kann die gesamte Anordnung auf engstem Raum aufgestellt werden und ist leicht und übersichtlich zu handhaben. Besonders für eine Wirklichkeitsgetreue Registrierung von Organbewegungen zahlreicher transparenter zoologischer Objekte bietet diese direkte optische Methode sehr viele unerschlossene Möglichkeiten, einer objektiv-qualitativen und besonders quantitativen Auswertung der Bewegungserscheinungen. Die Abbildungen 3—5 zeigen die photokymographischen Aufnahmen der spontanen Atrium- und Ventrikelbewegungen.

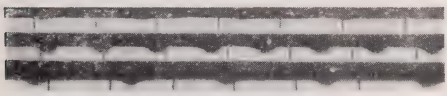


Abb. 4.

Kurven aus einem Dehnungsversuch des *Helix*-Herzens. Obere Kurve: Kammerbewegung vor der Dehnung. Mittlere Kurve: Herzbewegung während der Dehnung. Untere Kurve: unmittelbar nach der Dehnung.

Zur Gewinnung der Kurven wird in der Regel die Spaltbreite bei 18 mm gewählt und der Rand der erschlafften rechtsseitigen Herzwand in die Spaltmitte gebracht und scharf abgebildet. Wird die Bewegung am ganzen Vorhof oder an der ganzen Herzkammer graphisch verzeichnet, so muss das Objektiv a_1 von Zeiss mit dem

Okular 6 verwendet werden. Die Abbildung muss so projiziert werden, dass die ganze linke Spaltfläche vom wenig lichtdurchlässigen Herzteil eingenommen wird. Bei der Registrierung der Bewegungen einzelner ausgeschnittener Herzteilstücke wird mit den stärkeren Objektiven 3 und 6 gearbeitet. Immer ist darauf zu achten, dass der in der Diastole abgebildete Herzabschnitt, die rechte Spaltfläche bis etwa zur Mitte ausfüllt. Die beleuchtete Gesamtfläche des lichtempfindlichen Papiers beträgt 10,8 mm². Bei der systolischen Verschiebung des Herzrandes nach links und der darauf folgenden Wiederausdehnung nach der Spaltmitte, erhalten wir bei der Rotation die Kurvenbilder.

Abb. 5.
Pulskurven isolierter Herzabschnitte von *Helix*. Oben: Isolierte Herzkammer und isolierter Vorhof. Unten: Automatie von Ventrikelteilstück und von Aurikelteilstück.

Alle Kurven sind von rechts nach links zu lesen. Die einzelne Herzperiode ist in den drei typischen Phasen, einer kürzeren Systole, einer längeren Diastole und einer ausgesprochen langen Pause, deutlich zu erkennen. Die dunklen Vertikalstriche sind 3-Sekundenmarken.

Abbildung 3 zeigt die spontanen Kontraktionen eines isolierten ungedehnten *Helix*-Herzens, 5 Tage nach dem Ausschneiden. Die beiden mittleren Kurven sind Ventrikelbewegungen bei 15° C. Die obere und untere Kurve lässt die höhere Eigenfrequenz des autonom tätigen Atriums erkennen. Die Abbildung 4 bringt einen Dehnungsversuch am frisch isolierten Herz zur Anschauung. Die obere Kurve zeigt die Bewegung der Kammer bei 12° C. Man beachte die höhere

Abb. 6.
Isolierte Herzteilstücke (Durchmesser ca. 2 mm) besitzen Automatie. Links: Atriumabschnitt; rechts: Ventrikelabschnitt.

Frequenz des frisch ausgeschnittenen Herzens, trotz der niederen Temperatur. Die zweite Kurve zeigt die Amplitudenvergrösserung und die Frequenzsteigerung bei der passiven Wanddehnung; die dritte Kurve, die Verbesserung der Bedingungen für die Herztätigkeit nach dem Dehnungsreiz (Feng-Effekt).

Die Kurven der Abbildung 5 wurden bei isolierten Herzteilen und Teilstücken gewonnen. Die beiden oberen Kurven stammen von einer isolierten Herzkammer und einem isolierten Vorhof 15 Minuten nach der Durchtrennung. Die beiden unteren Kurven zeigen die automatische Tätigkeit von Teilstücken des Ventrikels und des Aurikels. Es handelt sich bei diesen Teilstücken um Herzfragmente von nur 2—4 mm Durchmesser, die wie die, Abbildung zeigt, über Automatie mit regelmässigem Rhythmus verfügen.

Abbildung 6 gibt die Grössenordnung der Herzteilstücke mit Automatie-Eigenschaft wieder. Rechts vom breiten Vertikalstrich des Millimeterpapiers liegt ein Ventrikelabschnitt, links ein Atriumabschnitt.

An Teilstücken deren Durchmesser unterhalb von 1,5 mm lag, konnte ich keine Automatie mehr nachweisen, obwohl bei diesen Gebilden die Kontraktilität erhalten bleibt. Das Ausbleiben des automatischen Vorganges bei solchen Teilstücken, ist sicher nicht auf eine Veränderung der Struktur, nicht auf eine fortlaufende Zustandsänderung der Eiweissysteme im Muskelsyncytium zurückzuführen. Ob das im Experiment isolierte „zu kleine" Strukturgefüge keine genügende Menge von Reizstoff oder Automatiestoff im Sinne Willems bereitstellen kann, oder ob sowohl Aktionssystem wie Reaktionssystem an sich zwar normal funktionstüchtig sind, dass aber durch die unverhältnismässig grossen Schnittflächen-Diffusionsgebiete, die Schwellenkonzentration des Reizstoffes nicht mehr erreicht werden kann, bleibt zu untersuchen.

LITERATUR

1941. Mislin, H. *Über die Venenperistaltik der Chiroptera.* Rev. suisse de Zool., Bd. 48, p. 563.

1941. V. Skramlik, E. *Über den Kreislauf bei den Weichtieren.* Ergebnisse der Biologie, J. Springer, Berlin, Bd. 18. (Zusammenfassende Darstellung mit ausführlichem Verzeichnis des Schrifttums.)

1932. Willems, H. P. A. *Über die Herzbewegungen bei der Weinbergschnecke (Helix pomatia* L.*)*. Z. f. Vergl. Physiologie, Bd. 17, 1. J. Springer, Berlin.

N° 13. **Georges Dubois.** — Un nouveau genre de *Proterodiplostomidae (Trematoda)* et une nouvelle clé de détermination des Diplostomes de Crocodiliens et de Chéloniens. Avec 2 figures dans le texte.

Dans un récent travail, E. E. Byrd et R. J. Reiber (1942) ont décrit, sous le nom de *Pseudoneodiplostomum acetabulata*, un nouveau Strigéidé d'*Alligator mississipiensis* (Daudin), trouvé en Floride et en Georgie. L'attribution de ce Ver au genre paléotropical *Pseudoneodiplostomum* Dubois nous paraît injustifiée. En effet, le type générique, *P. thomasi* (Dollfus), est caractérisé par le fait que l'utérus, indépendant du tractus génital mâle, débouche séparément au fond de la bourse copulatrice, entre une saillie formée par la paroi ventrale de celle-ci et la base du cône génital. Ce dernier organe contient dans sa région axiale une petite paraprostate non musculeuse, s'ouvrant à son sommet et à mi-longueur de laquelle se déverse le canal éjaculateur.

La nouvelle espèce se distingue nettement du génotype précédent par la confluence des conduits sexuels à l'intérieur du cône génital et par la formation consécutive d'un ductus hermaphroditicus aboutissant au sommet de ce cône. La présence d'un seul pore dans la bourse copulatrice est d'ailleurs une caractéristique commune aux genres néarctiques (cf. *Polycotyle* Willemoes-Suhm, *Crocodilicola* Poche et *Pseudocrocodilicola* Byrd et Reiber), qui les oppose aux genres néotropicaux ou paléotropicaux des *Proterodiplostomidi*, chez lesquels on trouve toujours soit un pore utérin distinct de l'ouverture mâle (canal éjaculateur + canal prostatique), soit un pore hermaphrodite (où convergent les deux tractus génitaux), éloigné de l'orifice paraprostatique.

C'est sur la base de ces faits que nous créons un nouveau genre

pour lequel le nom d'*Archaeodiplostomum* est proposé. En voici la diagnose:

Archaeodiplostomum gen. nov.: *Proterodiplostominae* à corps bisegmenté, à extrémité céphalique dépourvue de pseudo-ventouses, à organe tribocytique largement elliptique, dont l'ouverture est bordée d'une douzaine de papilles et dont le diamètre longitudinal atteint à peu près le quart de la longueur du segment antérieur; à segment postérieur inséré à l'extrémité de la face dorsale du précédent; à ovaire devant les testicules situés l'un derrière l'autre; à paraprostate claviforme, bien développée, recevant le canal éjaculateur au niveau de son dernier quart et l'utérus à son extrémité amincie, qui occupe l'axe du cône génital et se prolonge par un court canal hermaphrodite; à

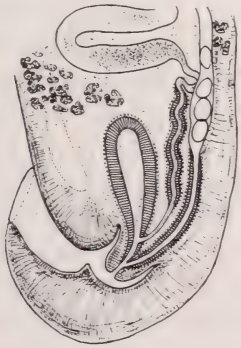


Fig. 2.

Archaeodiplostomum acetabulata (Byrd et Reiber). Vue latérale de l'extrémité postérieure, montrant la topographie des conduits génitaux (d'après Byrd et Reiber, 1942, pl. I, fig. 2).

Fig. 1.

Archaeodiplostomum acetabulata (Byrd et Reiber), d'*Alligator mississipiensis* (Daud.) (d'après Byrd et Reiber, 1942, pl. I, fig. 1).

bourse copulatrice musculeuse, dont l'ouverture est subterminale. Genre néarctique.

Espèce-type: *Archaeodiplostomum acetabulata* (Byrd et Reiber) [syn. *Pseudoneodiplostomum acetabulata* Byrd et Reiber, 1942].

La création de ce nouveau genre, suivant de près celle de *Pseudocrocodilicola* Byrd et Reiber, 1942, nécessite l'établissement d'une nouvelle clé dichotomique pour la détermination des *Proterodiplostomidi* dont la diagnose reste inchangée: Parasites de Crocodiliens et de Chéloniens, à organe tribocytique petit ou moyen, avec papilles bordant l'ouverture.

Clé de détermination des *Proterodiplostomidi* Dubois.

1. Follicules vitellogènes répartis dans les deux segments du corps . . . . . *Proterodiplostominae* 2
— Follicules vitellogènes confinés dans le segment antérieur du corps . . . . . *Polycotylinae* 5
2. Pas de glande prostatique distincte. L'utérus et le canal éjaculateur convergent pour déboucher au sommet d'un cône génital rétractile, abrité dans une bourse copulatrice bulbeuse s'ouvrant largement par une échancrure lobée, dorsale et médiane, et dont la cavité communique avec un petit diverticule ventro-postérieur. *Mesodiplostomum*
— Une paraprostate existe, plus ou moins développée . . 3
3. Confluence des conduits sexuels en un canal hermaphrodite s'ouvrant au sommet d'un cône génital. Paraprostate claviforme, bien développée et musculeuse, recevant le canal éjaculateur au niveau de son dernier quart et l'utérus à son extrémité amincie, qui occupe l'axe du cône génital . . . . *Archaeodiplostomum*
— Utérus s'ouvrant séparément dans la bourse copulatrice 4
4. Paraprostate très développée et bien visible *(in toto)*, tubuleuse et dont le fin canal efférent débouche, avec le canal éjaculateur, au sommet d'un petit cône génital adhérant à une formation musculeuse ressemblant à une ventouse et située à l'extrémité postérieure du corps. Utérus s'ouvrant séparément entre cette dernière

et le cône génital. Bourse copulatrice spacieuse, à large ouverture subterminale . . . . *Proterodiplostomum*

— Petite paraprostate occupant l'axe d'un cône génital appointi, au sommet duquel elle débouche, et recevant le canal éjaculateur au milieu de sa longueur. Utérus s'ouvrant séparément à la base du cône génital, au-devant d'une saillie de la paroi ventrale de la bourse copulatrice . . . . . *Pseudoneodiplostomum*

5. Confluence des conduits sexuels (utérus, canal éjaculateur et canal prostatique) en un canal hermaphrodite s'ouvrant au sommet d'un cône génital 6

— Canal prostatique s'ouvrant séparément dans la bourse copulatrice. Confluence de l'utérus et du canal éjaculateur 8

6. Présence d'une série de 14 à 20 ventouses, de diamètre croissant d'avant en arrière, sur la face dorsale du segment postérieur. Glande de Mehlis et réservoir vitellin prétesticulaires. Longue paraprostate très développée. Présence d'une ventouse au fond de la bourse copulatrice . . . . . *Polycotyle*

— Absence d'une série de ventouses sur la face dorsale du segment postérieur. Glande de Mehlis et réservoir vitellin intertesticulaires. Paraprostate ellipsoïdale, musculeuse, à parois épaisses 7

7. Présence d'une « poche secondaire » que traverse le canal hermaphrodite. Le canal éjaculateur se déverse dans la paraprostate dont le conduit efférent conflue avec l'utérus à l'entrée de la poche secondaire. *Pseudocrocodilicola*

— Absence de « poche secondaire ». Le canal éjaculateur se déverse dans l'utérus avant la confluence de celui-ci avec le canal prostatique [1] . . . . . *Crocodilicola*

8. Présence, dans le segment postérieur, d'une « capsule dorsale », à parois épaisses, s'ouvrant à l'extérieur par un petit pore situé sur la ligne médiane. *Cystodiplostomum*

---

[1] Interprétation différente par Byrd et Reiber (cf. 1942, pp. 54, 55, 58) : comme chez *Pseudocrocodilicola*, le canal éjaculateur se déverserait dans le canal prostatique avant la confluence de celui-ci avec l'utérus. En fait, dans la topographie de ces conduits, les points litigieux sont très rapprochés.

— Absence de « capsule dorsale » 9

9. Corps morphologiquement distinctement bisegmenté. *Prolecithodiplostomum*

— Corps morphologiquement indistinctement bisegmenté, linguiforme 10

10. Bourse copulatrice énorme, occupant la seconde moitié du segment postérieur et abritant un volumineux cône génital. Testicules déplacés, de ce fait, opposés obliquement. Organe tribocytique circulaire, de la grandeur des ventouses . . . . . *Paradiplostomum*

— Bourse copulatrice occupant au maximum le dernier tiers du segment postérieur. Testicules normalement disposés l'un derrière l'autre. Organe tribocytique circulaire ou elliptique, plus grand que les ventouses. *Herpetodiplostomum*

BIBLIOGRAPHIE

1942. Byrd, E. E. et Reiber, R. J. *Strigeid Trematodes of the Alligator, with remarks on the prostate gland and terminal portions of the genital ducts.* Journ. Parasit. Urbana, vol. 28, pp. 51-73, pl. I-V.

1936. Dubois, G. *Les Diplostomes de Reptiles (Trematoda: Proterodiplostomidae nov. fam.) du Musée de Vienne.* Bull. Soc. neuch. Sci. nat., t. 61, pp. 5-80, 43 fig.

1938. —— *Monographie des Strigeida (Trematoda).* Mém. Soc. neuch. Sci. nat., t. VI, 535 p., 354 fig.

N° 14. **Fritz Strauss,** Bern. — Die Bedeutung des placentaren Blutbeutels in vergleichender Betrachtung. Mit 1 Texttabelle.

Die von Grosser (1909) aufgestellte, morphologische Stufenfolge der Placentartypen ist von ihm wiederholt auch als eine phylogenetische Reihe der Placentarformen gedeutet worden. Gegen diese stammesgeschichtliche Wertung, die so sehr der momentan in der Welt noch weit verbreiteten, anthropozentrischen

Einstellung entspricht, sind von verschiedenen Seiten, vor allem von Wislocki (1929, 1930), wohl fundierte Einwände erhoben worden. So wird heute vielfach die hämochoriale Labyrinthplacenta als der ursprüngliche Typus angesehen. Einerseits wären von dieser Grundform die sog. „einfacheren" Placentartypen abzuleiten, während andererseits die hämochoriale Labyrinthplacenta bei einer angenommenen Zentralstellung auch nach der Topfplacenta überleitet. Darnach kann die Placenta olliformis des Menschen und der höheren Affen aus einer hämochorialen Labyrinthplacenta entstanden gedacht werden. Der Weg geht dabei, wie Wislocki (1929) zeigen konnte, über phylogenetische Zwischenstufen in der Primatenreihe.

Fast alle Labyrinthplacenten besitzen nun sog. Hilfseinrichtungen. In ihnen sieht Grosser akzessorische Placentarorgane für den Aufbau spezifischer Eiweisstoffe, der wegen der vermeintlich hohen Strömungsgeschwindigkeit des mütterlichen Blutes im Labyrinth nicht möglich sein soll. Neben den Syncytiallakunen wird der placentare Blutbeutel oder Extravasatsack als eine solche Zusatzeinrichtung für die Umlagerung der Eiweisskörper angesehen. Der Blutbeutel oder ihm äquivalente Blutextravasate gelten als typische Kennzeichen der Carnivoren-Placenta. Er ist aber auch ein besonderes Charakteristikum des kindlich-mütterlichen Stoffwechselorgans der Centetiden.

Die Blutbeutel sind sowohl bei den Fleischfressern als bei den madagassischen Borstenigeln in Form und Anlage recht unterschiedlich ausgebildet. So entwickelt sich der zentrale Blutbeutel in der Placenta des hartstacheligen Borstenigels *Ericulus* in einigen wesentlichen Punkten anders (Strauss, 1943) als sie Goetz (1937*b*) für *Hemicentetes* geschildert hat. Seine Entstehung zeigt dagegen recht auffällige Ähnlichkeiten zum Bildungsmodus der Topfplacenta beim *Rhesus*-Affen. In der Entwicklung des Blutbeutels von *Ericulus* können wie bei der Genese der Makakenplacenta drei Stadien unterschieden werden.

In den Frühphasen der Placentation als *erstem Stadium* ist beim hartstacheligen Borstenigel das Zentrum der ganzen Placentaranlage, das dem Nidationsort entspricht, von einer dünnen Cytotrophoblastschicht bedeckt, von der aus Trophoblastelemente in das darunter gelegene (echte) Placentarkissen vordringen. Dieses

besteht im wesentlichen aus einem derben, bindegewebigen Faserfilz, in dessen Maschen Deciduazellen eingestreut sind. Auch hier hat also, wie bei *Hemicentetes* und einzelnen Carnivoren, das interglanduläre Bindegewebe auf die Einwirkungen des wuchernden Trophoblastes mit einer starken Faserproduktion reagiert. Beim *Rhesus*-Affen ist die erste Placentarphase, die von Wislocki and Streeter (1938) als „prälakunäres Stadium" bezeichnet wird, auf der fetalen Seite durch die Bildung einer kompakten Trophoblastplatte am Embryonalpol charakterisiert. Die mütterliche Seite antwortet auf die Trophoblastanlagerung mit einer Epithelproliferation der Schleimhautoberfläche und der Drüsenhälse.

An die Phase der kompakten Trophoblastdecke schliesst bei *Ericulus* in einem für die placentare Ernährung entscheidenden Wendepunkt (Ablösung des Dottersackkreislaufes durch den Allantoiskreislauf) das *zweite Stadium* an. Die bedeckende Trophoblastschicht hebt sich, analog der Bildung des Randhämatoms bei Hund (Bonnet, 1902) und Katze (Janssen, 1933), blasenartig von ihrer Unterlage ab. Die so entstehenden blasigen Räume sind mit mütterlichem Blut, Sekret und Zerfallsprodukten aus dem in Auflösung begriffenen Placentarkissen gefüllt. Zwischen den einzelnen Blasen liegen fetal vaskularisierte Cytotrophoblasttrabekel. Die placentare Entwicklungsstufe der Trophoblastblasen bei *Ericulus* lässt sich zu dem „Stadium der Trophoblastlakunen" bei *Macacus* in Parallele setzen. Auch hier entwickelt sich aus der Chorionplatte ein weit offenes, syncytiales, mit mütterlichem Blut gefülltes Maschenwerk. Dieses zweite Stadium ist durch histolytische und resorptive Vorgänge von Seiten des Chorions gekennzeichnet, was die weitere Trophoblastzunahme und die Syncytiumbildung befördert. Die zwischen den Lakunen gelegenen Trophoblaststränge sind als die Anfänge der Zottenbildung zu betrachten.

Damit wird die *dritte* und letzte *Phase*, das Zottenstadium, der Placentar- bezw. Blutbeuteldifferenzierung eingeleitet. Aus den interlakunären Cytotrophoblastsäulen entwickeln sich die Chorionzotten, die sich stark vermehren. Beim hartstacheligen Borstenigel dringen sie bis an die Basis des Placentarkissens vor, wo sie sich, analog den Haftzotten der menschlichen Placenta, mit syncytialen Fortsätzen festsetzen. Beim *Rhesus*-Affen fliessen die Enden der Trophoblaststränge netzartig zusammen, sodass eine Trophoblastschale entsteht. Diese bildet in der reifen Makakenplacenta

an Stelle eines Topfes, in den die Zotten eintauchen, ein sehr weitmaschiges Zottengitter, dem allerdings kein zu grosser phylogenetischer Wert beigemessen werden sollte (WISLOCKI and STREETER). Bei diesem netzartigen Zusammenfliessen der Zotten handelt es sich um sekundäre Verwachsungen, weshalb die Makakenplacenta doch als Topfplacenta angesprochen werden kann.

So entsteht bei der Bildung des Blutbeutels von *Ericulus* wie bei der Entwicklung der Makakenplacenta aus der blasigen Abhebung einer Trophoblastdecke zuerst ein weites, lakunäres Maschenwerk. Die zwischen den einzelnen Maschen gelegenen Choriontrabekel nehmen im Laufe der Entwicklung an Zahl und Grösse zu. Sie differenzieren sich in beiden Placenten zu einzelnen Zotten, die mütterliches Bindegewebe, Blutplasma sowie Erythrocyten auflösen und resorbieren. Sowohl bei *Ericulus* als auch beim *Rhesus*-Affen entwickelt sich so ein Zottenstadium der Placentarbildung. Bei *Macacus* wird allerdings die gesamte Placenta in der geschilderten Weise umgestaltet, während beim hartstacheligen Borstenigel nur der schon vorher gut abgegrenzte Bezirk des kindlich-mütterlichen Stoffwechselorganes betroffen wird, in dem der Blutbeutel entsteht. In beiden Fällen aber wird die Zottenoberfläche von mütterlichem Blut umspült, weshalb die intervillösen Spalten des Extravasatsackes weitgehend dem Zwischenzottenraum einer Topfplacenta entsprechen.

Eine so reich gefaltete und stark vaskularisierte Bildung wie der Blutbeutel von *Ericulus* kann wohl kaum eine nur untergeordnete Hilfseinrichtung zur Aufnahme von Histotrophe sein. Sie repräsentiert vielmehr ein dem Labyrinth gleichwertiges Placentarorgan, da jenes in der Centetidenplacenta wegen seiner hämodynamischen Reglereinrichtungen, welche die Blutstromgeschwindigkeit herabsetzen (STRAUSS), und im Gegensatz zur GROSSER'schen Ansicht durchaus komplizierte Nährstoffe umladen kann. Der Anteil des Blutsackes an der histotrophen Ernährung tritt in den letzten placentaren Entwicklungsstadien des hartstacheligen Borstenigels auch ganz in den Hintergrund, weil das Placentarkissen und mit ihm die Uterindrüsen abgebaut sind und nur noch mütterliche Gefässe am Blutbeutelboden münden.

Darnach bestehen recht auffällige, genetische wie morphologische Ähnlichkeiten zwischen dem zentralen Blutbeutel von *Ericulus* und einer Placenta olliformis. Beide Placentarorgane

resorbieren hauptsächlich mütterliches Blut oder wahrscheinlicher dessen Abbauprodukte, was bei den Randhämatomen und Blutsäcken der Carnivoren und der Centetiden Zellen eines besonderen Chorionabschnittes besorgen. Der Blutbeutel der reifen Placenta des hartstacheligen Borstenigels dient so offenbar nur noch der hämotrophen Ernährung. In der reifen *Centetes*- und wohl auch *Hemicentetes*-Placenta dagegen scheint der Blutsack eine gemischte, hämo- und histotrophe Ernährungsaufgabe zu haben, da hier neben dem Blutzufluss das zentrale Drüsenfeld seine Sekrete in den Extravasatsack hinein abgibt. Auch der „grüne Saum" der Hundeplacenta repräsentiert einen solchen embryotrophen Mischtypus.

Recht ähnlich wie bei den beiden weichhaarigen Centetinen, *Centetes* und *Hemicentetes*, auf der einen und bei *Ericulus* als der im Vergleich zu den weichhaarigen Borstenigeln stärker evolutierten Centetidenform (Strauss, 1942) auf der anderen Seite liegen auch die Verhältnisse bei der Makaken- bezw. Hominidenplacenta. Die Makakentopfplacenta kann ebenso wie der Centetinenblutbeutel als embryotropher Mischtypus angesprochen werden, weil nach Wislocki and Hartman (1929) beim *Rhesus*-Affen Uterindrüsen in den intervillösen Raum einmünden. Die menschliche Topfplacenta dagegen ist in Analogie zum Extravasatsack des hartstacheligen Borstenigels als reiner hämotropher Typus anzusehen. Zwischen den Blutbeuteln der Centetiden und den verschiedenen Modifikationen des intervillösen Placentarraumes bei Anthropoiden lässt sich so eine weitere Ähnlichkeit aufzeigen, nachdem schon Goetz auf gewisse Parallelen zu den von Wislocki beschriebenen placentaren Übergangsstufen in der Primatenreihe hingewiesen hat.

Die geschilderten Analogien und Unterschiede bestärken mich in der schon früher geäusserten Meinung (1943), dass der zentrale Blutbeutel der *Ericulus*-Placenta einen primitiven Typus einer Topfplacenta repräsentiert. Aus einer solchen Annahme ergeben sich für weitere Placentardifferenzierungen zwei mögliche Entwicklungsrichtungen von dem als Ausgangspunkt der Betrachtung gewählten Centetinen-Blutbeutel, den wir als embryotrophen Mischtypus erkannt haben. So lässt sich einerseits die Placenta olliformis aus Modifikationen des zentralen Blutbeutels

ableiten, zumal ja schon die Entwicklung des placentalen Extravasatsackes beim hartstacheligen Borstenigel auffällige Ähnlichkeiten zum Bildungsmodus der Makakenplacenta aufweist. Andererseits leiten die Verschiedenheiten in Bau und Entwicklung des Centetiden-Blutbeutels zum Extravasatsack der Fleischfresser über.

In dieser zweiten Entwicklungsrichtung steht der antimesometrale Extravasatsack der Mustelidenplacenta dem Centetiden-Blutbeutel am nächsten. Hier überwiegt noch wie bei den weichhaarigen Borstenigeln die hämotrophe Ernährungsaufgabe die Resorption von Histotrophe. Im Fall der Frettchenplacenta *(Putorius furo)* wird ebenfalls am Nidationsort wie bei *Ericulus* durch Zerfall des daruntergelegenen Endometriums und Blutungen aus mütterlichen Gefässen die die Decidua bedeckende Chorionschicht in grossen Blasen abgehoben (Strahl und Ballmann, 1915). So kommt es zu den die Frettchenplacenta kennzeichnenden Einzelsäcken, die reichlich mütterliches Blut und Drüsensekret umschliessen. Von hier ergibt sich über den einen grossen Sack bei Dachs und Fischotter sowie über die als Varietät nicht allzu seltenen, inselförmigen Extravasate beim Hund leicht der Anschluss an die Randhämatome der Caniden und Ursiden. Das, durch die teilweise Zerstörung des Uterusepithels und der damit erleichterten Resorption der Schleimhaut, aus eröffneten, maternen Gefässen extravasierte Blut fliesst in den von Cytotrophoblast und mütterlichem Gewebe gebildeten, zirkulären Randsinus, in welchen auch die im paraplacentaren Gebiet gelegenen Drüsen sezernieren. Im Fall der Hundeplacenta ist es dabei allerdings schwer zu entscheiden, ob im akzessorischen Placentarorgan die hämo- oder histotrophe Ernährungsart vorherrscht, weil es beim Hund, im Gegensatz zur Centetinen-Placenta, in den letzten Stadien der Gravidität zu einer Reepithelialisierung des Bodens des Randhämatoms kommt. Bei der ebenfalls durch ein ringförmiges Randhämatom gekennzeichneten Katzenplacenta dürfte auf Grund neuerer Untersuchungen (Janssen) die Frage der paraplacentaren Ernährung abgeklärt sein. Die zu Beginn der Trächtigkeit auffälligeren Blutungen werden in der zweiten Hälfte der Gravidität von einer sehr starken perilabyrinthinen Drüsenwucherung überdeckt. Zweifellos überwiegt darnach in der reifen Katzenplacenta, im Gegensatz zu de Langes (1933) Ansicht,

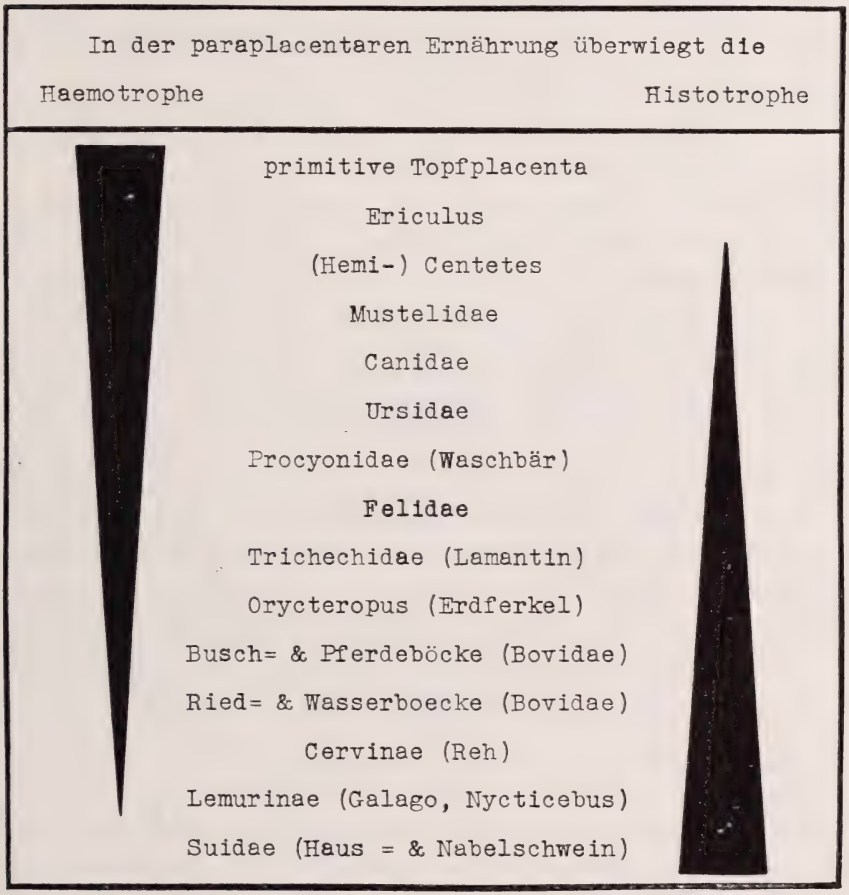
die Aufnahme von Histotrophe aus der paraplacentaren Nutritivzone.

So hat offenbar in der Felidenplacenta der Blutbeutel schon viel von seiner, wie der Name sagt, ursprünglichen Aufgabe der hämotrophen Ernährung zugunsten der Aufnahme von Histotrophe verloren. Daher erscheint der Gedankengang von Mossman (1937), die paraplacentaren Hämatome der Carnivoren mit den Chorionblasen der Lemuren und Ungulaten zu vergleichen, recht naheliegend. Mossman konnte jedoch für diesen Vergleich keine Zwischenstadien nennen.

Eine kritische Durchsicht der Literatur ergibt, dass sich in verschiedenen Säugetiergruppen mancherlei Zwischenformen zwischen den beiden extremen, embryotrophen Paraplacentarorganen aufzeigen lassen. So könnten die randständige Chorionverdickung mit nur geringen Blutextravasaten in der Gürtelplacenta des Waschbären, die Blutlakunen auf der fetalen Seite des Placentarlabyrinthes beim Lamantin, die bilirubinhaltigen Extravasate in der Placenta des Erdferkels sowie marginale Säcke mit nur geringem Blutinhalt bei einzelnen Antilopenarten und beim Reh solche Übergangsstufen darstellen. Auch bei den Lemuren findet sich noch ein leichter Mischtypus, während in den Chorionblasen der Schweineplacenta offenbar der reine histotrophe Typus zum Ausdruck kommt. Möglicherweise könnten weiter die Trophoblastscheiden über dem Placentarlabyrinth bei *Crocidura* und *Solenodon*, auf deren Ähnlichkeit mit einem zentralen Blutbeutel ich schon hingewiesen habe (1942), sowie die perilabyrinthinen Drüsenwucherungen in den Placenten einzelner platyrrhiner Affen (*Alouata*, *Ateles* und *Cebus* — Wislocki, 1929) fehlende Bindeglieder oder Seitenzweige der Entwicklungsreihe der Extravasatsäcke vom hämotrophen zum histotrophen Typus der Chorionblasen beim Schwein darstellen.

Wenn man sich bemüht die embryotrophe Leistung der einzelnen Paraplacentarorgane abzuschätzen und versucht, sie entsprechend ihrer funktionellen Leistung in eine Reihe einzuordnen, ergibt sich die nebenstehende Übersicht (Tab. 1). Sie soll keine phylogenetische Reihe darstellen und erhebt auch keinen Anspruch auf Vollständigkeit. Das Schema zeigt aber immerhin, dass mit der Abnahme der hämotrophen Ernährungsaufgabe die Bedeutung der Histotrophe im paraplacentaren Stoffwechsel ansteigt.

Mit dieser Darstellung glaube ich gezeigt zu haben, dass die intra- und periplacentaren Extravasatsäcke als Stoffwechselorgane eines ursprünglich embryotrophen Mischtypus angesprochen werden können; von ihm sind, je nach der Leistung der Hauptplacenta,



Tab. 1.
Versuch zur funktionellen Einordnung der paraplacentaren Organe.

artspezifische Differenzierungen nach der hämo- und histotrophen Seite hin möglich. Eine befriedigende Klärung des angeschnittenen Fragenkomplexes wird aber erst dann möglich sein, wenn vergleichend-physiologische Untersuchungen nähere Aufschlüsse über die funktionellen Leistungen der einzelnen Placentarformen gebracht haben.

LITERATUR

1902. Bonnet, R. *Beiträge zur Embryologie des Hundes.* Anat. Hefte, Bd. 20, S. 323.

1933. Janssen, A. *Über die Placenta und Paraplacenta bei der Katze.* Med.-vet. Diss. Hannover.

1915. Strahl, H. und Ballmann, E. *Embryonalhüllen und Placenta von Putorius furo.* Abh. Akad. Wissensch. Berlin, phys.-math. Kl., Nr. 4, S. 1.

1943. Strauss, F. *Die Placentation von Ericulus setosus.* Rev. suisse Zool., t. 50, p. 17.

1929. Wislocki, G. B. *On the placentation of Primates, with a consideration of the phylogenie of the placenta.* Carnegie Inst. Wash. Pub. Nr. 394, Contrib. to Embryol. Nr. 111, vol. 20, p. 51.

1930. —— *On an unusual placental form in the hyracoidea: its bearing on the theory of the phylogeny of the placenta.* Carnegie Inst. Wash. Pub. Nr. 407, Contrib. to Embryol. Nr. 122, vol. 21, p. 83.

1929. —— and Hartman, C. G. *On the placentation of a Macaque (Macacus rhesus) with observations on the origin of the blood constituting the placental sign.* Bull. Johns Hopkins Hosp., vol. 44, p. 165.

1937. —— and Streeter, G. L. *On the implantation of the Macaque (Macaca mulatta) from the time of implantation until the formation of the definitive placenta.* Carnegie Inst. Wash. Pub. Nr. 496, Contrib. to Embryol. Nr. 160, vol. 27, p. 1.

Weitere Hinweise siehe unter Strauss (1943).

(Aus dem Anatomischen Institut der Universität Bern.)

N° 15. **Gian Töndury,** Anatomisches Institut der Universität Zürich. — Zum Feinbau des Chorionepithels der Schweineplacenta. Mit 2 Textabbildungen.

Herrn Prof. Dr. Fritz Baltzer zu seinem 60. Geburtstag.

Das Chorionepithel ist der äussere Abschluss des Fetus gegenüber dem mütterlichen Gewebe und bildet so mit seinen eng zusammengefügten Zellen einen lebendigen Schutzwall gegen das Eindringen von artfremdem Eiweiss. Es gewährleistet also die Individualität des Fetus gegenüber der Mutter. Diese eine wichtige Aufgabe des Chorionepithels äussert sich darin, dass dasselbe bei allen uns bekannten Formen der Placenta erhalten bleibt, während andererseits die Anteile der mütterlichen Schleimhaut je nach dem Entwicklungsgrad der Placenta wegfallen können, sodass die Chorionzotten und damit auch das Chorionepithel bei der höchststehenden Form, der Placenta haemochorialis, direkt ins mütterliche Blut eingetaucht sind. Die Form der Oberfläche und der Differenzierungsgrad des Chorionepithels unterliegen aber mannigfaltigen Schwankungen. Je nach der Placentaform sind die Ernährungsbedingungen und damit auch die Leistungen des Chorionepithels verschieden. Als Resorptionsorgan lässt es Stoffe nicht nach einfachen physikalischen Gesetzen durch; diese werden vielmehr nur elektiv aufgenommen und müssen dann, wie bei der Verdauung im Darmkanal, abgebaut werden bis zu der Stufe, von welcher aus sie vom fetalen Körper verwertet werden können. Für das Verständnis der physiologischen Bedeutung der Placenta ist die Kenntnis des Feinbaues des Chorionepithels Voraussetzung. Ich habe mich deshalb in der letzten Zeit besonders mit diesem Problem beschäftigt und möchte heute über den Feinbau des Chorionepithels der Schweineplacenta berichten.

Die Schweineplacenta ist eine der einfachsten Placentaformen, die wir kennen, und muss nach der Einteilung von Grosser als Placenta epithelio-chorialis bezeichnet werden, d. h. sowohl das Chorionepithel als auch das Epithel der mütterlichen Schleimhaut bleiben während der ganzen Dauer der Gravidität erhalten. Die

Ablösung der Placenta erfolgt mit der Geburt, ohne irgendwelche Verletzungen an der mütterlichen Schleimhaut zu hinterlassen. In der grossen zusammenfassenden Arbeit über die Placentation von O. Grosser (1927) findet sich ein Schema über den Bau der Schweineplacenta, welches unterdessen in alle Lehrbücher der Entwicklungsgeschichte Aufnahme gefunden hat und aus welchem hervorgeht, dass sich die als Placenta diffusa entwickelte Schweineplacenta nur lose an die mütterliche Schleimhaut anlegt und von dieser noch durch einen Spalt, der Uterinmilch enthält, getrennt bleibt. Nach Grosser ist die Ernährungsform der Schweineplacenta eine rein histiotrophe.

Wenn wir uns einen Teilausschnitt aus einer Placenta bei schwacher Vergrösserung ansehen, dann können wir erkennen, dass durch die reichliche Zottenbildung eine enorme Vergrösserung der wirksamen Chorionoberfläche erreicht wird. Die Chorionzotten passen in die vorgebildeten Falten der Uterusschleimhaut hinein und man sieht bereits bei schwacher Vergrösserung, dass der Kontakt der beiden Epithelien bedeutend inniger ist, als den allgemeinen Beschreibungen entspricht. Nur an einzelnen Stellen ist eine deutliche Spalte vorhanden. Diese ist dann aber immer leer und findet sich nur an den Kuppen der mütterlichen Schleimhautfalten. Man bekommt den Eindruck eines Kunstproduktes. Das Chorionepithel ist überall unterfüttert von einem lockeren, stark mit Flüssigkeit durchtränkten Bindegewebe, in welchem auch die Äste der kindlichen Gefässe verlaufen, die mit ihren grösseren Stämmen direkt unter dem Amnion gelegen sind. Innerhalb der mütterlichen Schleimhaut finden sich, eingebettet in stark aufgelockertes Bindegewebe, nur Gefässanschnitte, die ihre feineren und feinsten Äste in die mütterlichen Zotten entsenden.

Neben diesen Bildungen findet man, in regelmässigen Abständen voneinander, Anschnitte durch die sog. Areolae oder Chorionblasen. Es handelt sich hier um weissgraue Verdickungen, die schon von blossem Auge an der ungeschnittenen Placenta zu sehen sind. An diesen Stellen fehlen die mütterlichen Schleimhautfalten. Die Schleimhaut bildet hier vielmehr Vertiefungen, in welche die Chorionzotten eingelassen sind. Hier finden sich die Drüsenausführungsgänge, im Inneren der Schleimhaut viele Drüsendurchschnitte. Der Zwischenraum zwischen Uteruswand und Trophoblast ist hier mit Uterinmilch erfüllt.

Wir haben also, wenn wir uns im folgenden mit dem Feinbau des Chorionepithels beschäftigen, diese beiden grundsätzlich verschieden gebauten Chorionanteile auseinanderzuhalten.

1. *Der Feinbau der Areolae.*

Das Epithel der Uterusschleimhaut ist an diesen Stellen einschichtig, kubisch und lässt zwei verschiedene Zellarten erkennen, die sich auf den mit Azan gefärbten Präparaten durch ihre verschiedene Färbung voneinander unterscheiden lassen. Die dunkleren Zellen tragen einen sehr deutlichen Flimmerbesatz, während die helleren flimmerlos sind und feine Granula enthalten. Das Epithel der Chorionzotten, die wie freie Büschel in die Uterinmilch eintauchen und keinerlei Beziehungen zum Uterusepithel aufweisen, ist ebenfalls einschichtig und hoch zylindrisch. Die Zellen enthalten im allgemeinen einen einzigen Kern, der in Zellmitte liegt, ein lockeres Chromatingerüst besitzt und einen Nucleolus enthält. Das Cytoplasma ist teils blasig gebläht und schliesst an diesen Stellen mehr oder weniger grosse Kugeln vom Aussehen des Uterinsekretes in sich ein. Diese Einschlüsse findet man besonders in der Nähe der Zellkuppen, an einzelnen Stellen enthält die ganze Zelle solche blau gefärbten Körper.

Das Zottenstroma ist dichter als an anderen Stellen, es ist faser- und zellreicher und trägt Blutgefässe von kapillärem Bau, die bis dicht an das Epithel heranreichen und bis in die Zottenspitzen verfolgt werden können.

Das ganze cytologische Bild bestätigt die Annahme früherer Autoren, dass die Areolae Stellen sind, die der Resorption dienen, dass sich diese aber grundsätzlich unterscheiden von ihrer Nachbarschaft. Die besondere Funktion der Areolae kommt schon in der Anordnung der Uterindrüsen und ihrer Ausführungsgänge zum Ausdruck: Es finden sich nur an diesen Stellen Drüsenmündungen, im Bereiche der eigentlichen Chorion- und Uteruszotten fehlen sie vollkommen.

2. *Eigentliche Chorionzotten.*

Wir haben bereits bei der Betrachtung eines Übersichtspräparates darauf hingewiesen, dass der Kontakt zwischen Uterus- und Chorionepithel an diesen Stellen ein viel innigerer ist, als im allgemeinen angenommen wird. Nur im Bereiche der Kuppen der müt-

terlichen Zotten findet man gelegentlich Spalträume; diese sind immer leer. Abbildung 1 zeigt in sehr eindrücklicher Weise, dass das Chorionepithel an diesen Stellen verschieden gebaut ist. So sind die Zellen an der Zottenbasis, an die sich die Kuppen der

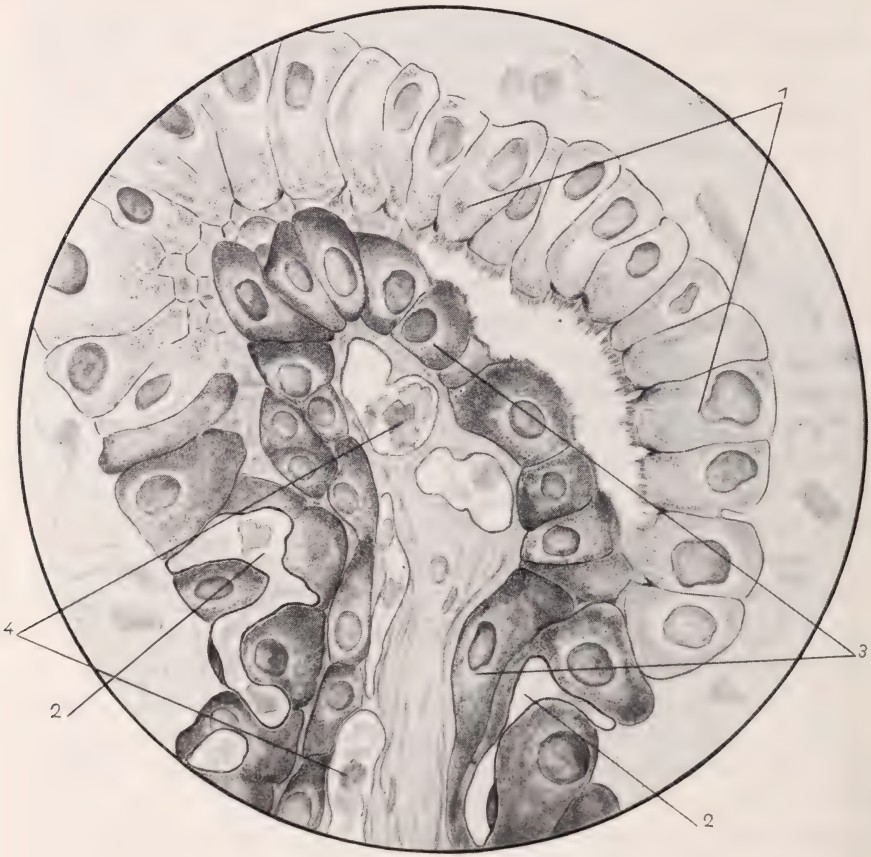


Abb. 1.

Schnitt durch das Chorionepithel an der Zottenbasis. 1 = Chorionepithel; 2 = kindliche Kapillaren; 3 = mütterliches Schleimhautepithel; 4 = mütterliche Kapillaren. Chorionepithel zum Teil abgelöst.

mütterlichen Schleimhautfalten anlegen, hoch zylindrisch und hell granuliert, während die seitenständigen und diejenigen an den Zottenspitzen unregelmässige Form und Grösse aufweisen. Diese sind auf Azanpräparaten auch dunkler gefärbt und kompakter als

die Zellen der Zottenbasen. Auch in bezug auf das Verhalten der Blutgefässkapillaren unterscheiden sich diese beiden Gebiete grundsätzlich.

Das Epithel der Zottenbasis ist durchwegs einschichtig, hoch zylindrisch und granuliert. Die Kerne liegen ziemlich gleichmässig ausgerichtet in einer Reihe in der Nähe der Zellbasis. Sie sind länglich-oval, meist nur in der Einzahl vorhanden. Einzelne Zellen können aber zwei Kerne, die Seite an Seite liegen, enthalten. Uterinwärts besitzen diese Zellen feine Füsschen, die sich, bei starker Vergrösserung untersucht, als feinste Härchen entpuppen. Dieser Besatz ist dort am deutlichsten zu sehen, wo sich kindliches und mütterliches Epithel voneinander losgelöst haben. Diese Stellen lassen auch erkennen, wie sich die einzelnen Trophoblastzellen teilweise zwischen die Epithelzellen der Uterusschleimhaut einschieben, sodass auf diese Weise ein ganz inniger Kontakt zwischen kindlichem und mütterlichem Gewebe zustande kommt. Die Abgangstellen des Härchenbesatzes sind durch eine Schlussleiste markiert. Diese Trophoblastzellen enthalten grössere und kleinere orange gefärbte Granula, die stets in einer Vakuole eingeschlossen sind. Eine Zelle enthält in der Regel nur ein einzelnes Granulum, häufig können es mehrere sein, wobei aber auffallend ist, dass an der Zottenbasis immer nur einzelne Zellen solche Einschlüsse aufweisen.

Das Chorionepithel der Zottenbasen ist unterlagert von einem sehr lockeren, kern- und faserarmen Bindegewebe, in welchem Kapillaren enthalten sind, die die Zelloberfläche direkt berühren.

Das Uterusepithel ist an diesen Stellen einschichtig, kubisch und besitzt eine unregelmässige Oberfläche. Dadurch entstehen Vorsprünge und Buchten, die dann für den innigen Kontakt mit dem kindlichen Epithel ganz besonders geeignet sind und eine eigentliche Verzahnung ermöglichen. Im Zentrum liegen die runden Kerne. Zellgrenzen sind überall vorhanden. In den Epithelzellen finden sich ganz ähnliche Einschlüsse wie im kindlichen Epithel. In der Tunica propria sind zahlreiche mütterliche Gefässkapillaren enthalten, die bis dicht an die Epithelzellen heranreichen.

Im Ganzen gesehen, gewinnt man den Eindruck, dass es sich um Stellen handelt, an welchen ein reger Stoffaustausch zwischen mütterlichen und kindlichen Epithelien stattfindet. Hier gehen offenbar Stoffe direkt aus dem mütterlichen Blute durch das müt-

terliche Epithel in die Trophoblastzellen über. Es braucht also für diese Ernährungsart keinen unmittelbaren Kontakt des kindlichen Epithels mit dem mütterlichen Blute.

Das Verhalten der Zottenspitzen und -seitenflächen: Wir haben bereits erwähnt, dass hier das Zottenepithel anders beschaffen ist als an den Zottenbasen. Die Trophoblastzellen sind niedriger, enthalten einen grossen, runden

Abb. 2.

Dasselbe bei schwächerer Vergrösserung. Beachte die intraepithelialen Kapillaren und das unterschiedliche Verhalten der Chorionepithelzellen an der Zottenbasis und -seitenfläche.

Kern und besitzen weder granuliertes Cytoplasma, noch einen Härchensaum. Die an diesen Stellen sehr reichlichen kindlichen Kapillaren dringen zwischen die Trophoblastzellen vor, drängen sie auseinander und wachsen bis in unmittelbare Nähe des mütterlichen Epithels vor. Abbildung 2 zeigt dieses Verhalten in leicht schematisierter Weise. Durch das intra-epitheliale Vorwachsen der

kindlichen Kapillaren werden die Trophoblastzellen verdrängt und teilweise in bizarrer Art deformiert. Es bleiben aber immer Überreste derselben erhalten, sodass nirgends ein direkter Kontakt der Kapillarwand mit dem mütterlichen Epithel nachweisbar ist. Immerhin wird durch das intraepitheliale Vorwachsen der Kapillaren eine weitgehende Annäherung an das mütterliche Gewebe erreicht, was für den Gasaustausch, der wohl an diesen Stellen erfolgt, von besonderem Vorteil ist.

Das mütterliche Epithel ist an diesen Stellen teilweise stark abgeflacht, teilweise hat man Mühe, Zellgrenzen nachzuweisen. Trotzdem glaube ich nicht, dass man hier von einer syncytialen Umwandlung desselben sprechen kann, wie das von einzelnen Autoren geschieht. Der Kontakt gegenüber den kindlichen Zellen ist ein sehr inniger; Spalträume, die gelegentlich vorkommen, sind Kunstprodukte. Auch hier liegen die mütterlichen Kapillaren direkt unter dem Epithel.

Die histologische Untersuchung des Chorionepithels der Schweineplacenta ergibt also, dass die lehrbuchmässige Darstellung ihres Feinbaues nicht den tatsächlichen Verhältnissen entspricht. Wir können vielmehr mit Recht von einer weitgehenden Differenzierung des Trophoblasten sprechen. Wir finden hier eine Arbeitsteilung durchgeführt, welche die fast schematisch genaue Struktur des Trophoblasten bedingt und die Abgrenzung einzelner verschiedenwertiger Territorien erlaubt:

1. Die Areolae sind Stellen für die Stoffaufnahme. Hier allein finden wir die Ausmündungsstellen der Uterindrüsen und das Eintauchen der Chorionzotten in Uterinmilch. Die Resorption erfolgt wohl in gleicher Art wie im Darme, wobei aber die Chorionepithelien imstande sind, die aufgenommenen Stoffe zu verdauen. Die Ernährung ist hier eine rein histiotrophe.

2. Die Zottenbasen mit ihren hochdifferenzierten Trophoblastzellen dienen ebenfalls der Stoffresorption, vielleicht auch der Stoffausscheidung. Hier gehen Stoffe aus dem mütterlichen Blute direkt in das kindliche Gewebe über. Die Ernährung ist also hier hämotroph.

3. Die übrigen Anteile der Zotten, die durch das Vorkommen reichlicher intraepithelialer Kapillaren gekennzeichnet sind, sind Stellen des Gasaustausches. Diese intraepithe-

lialen Kapillaren wurden bereits von GOLDSTEIN 1926 beschrieben. GOLDSTEIN untersuchte Placenten, die er mit Berlinerblau injiziert hatte und glaubte nach seinen Feststellungen annehmen zu müssen, dass an diesen Stellen das Chorionepithel überhaupt fehle. Aus diesem Grunde schlug er vor, die Schweineplacenta als eine Placenta endothelo-epithelialis zu bezeichnen. Unsere Befunde bestätigen aber diese Darstellung von GOLDSTEIN nicht. Wir konnten an allen Stellen Bestandteile des Chorionepithels finden, sodass auch kein Grund vorliegt, die Schweineplacenta anders als bisher zu klassifizieren.

Jeder Versuch einer Klassifizierung hat etwas Schematisierendes an sich und kann immer nur einzelne, nicht aber alle Merkmale eines Organs erfassen. Das zeigt besonders das Beispiel der Schweineplacenta, die nach der Differenzierung des Chorionepithels zu schliessen, als ein hochwertiges Stoffwechselorgan angesehen werden muss, welchem die Schematisierung von GROSSER keineswegs gerecht werden kann.

N° 16. **S. Rosin,** Zoologisches Institut der Universität Bern. — Über die orthogonale Struktur der Grenzlamelle der Cutis bei Amphibienlarven und ihre Verbreitung bei andern Chordaten[1]. Mit 5 Textabbildungen.

EINLEITUNG.

Bei den Larven von *Bombinator* treten Pigmentzellen besonderer Art auf, die nur wenige, sehr lange Fortsätze bilden. Diese fügen sich zu einem rechtwinkligen Maschenwerk zusammen, das den ganzen Körper umspannt. ELIAS (1936)[2] hat diese Pigmentzellen

---

[1] Ich habe diese Arbeit als Assistent von Herrn Prof. F. BALTZER begonnen. Für seine Unterstützung möchte ich ihm herzlich danken und ihm die Arbeit zu seinem 60. Geburtstag widmen. Seit November 1943 konnte ich die Untersuchungen als Stipendiat der Stiftung für biologisch-medizinische Stipendien weiterführen. Der Stiftung sei hiermit ebenfalls herzlich gedankt.

[2] Z. Zellforsch. 24.

„adepidermale Melanophoren" (adep. Mel.) genannt und Bytinski-Salz (1938) [1] konnte nachweisen, dass die Grenzlamelle der Cutis, der die adep. Mel. dicht anliegen, fibrillär gebaut ist. Die Richtung der sich rechtwinklig kreuzenden Fibrillen und diejenige der adep. Mel. stimmen im allgemeinen überein. Die Grenzlamelle der Cutis bildet bei mittelgrossen Larven eine nur 1—2 μ dicke Schicht direkt unter der Epidermis. Sie scheint aber trotzdem für die Gestalt der adep. Mel., sowie für die Festigkeit der larvalen Haut von Bedeutung zu sein.

Es stellte sich die Frage, ob bei andern Anuren, die keine adep. Mel. besitzen, oder sogar bei andern Tierklassen auch eine derart gebaute Grenzlamelle vorhanden ist. Um diese Fragen prüfen zu können mussten Methoden gesucht werden, mit denen die Struktur der Grenzlamelle der Cutis nachgewiesen werden kann.

Methode.

Bytinski-Salz [1] hat an Hautpräparaten mittelgrosser Kaulquappen mit Hilfe der Azan-Mallory-Färbung die Grenzlamelle sichtbar machen können. Jedoch konnte er die Struktur auch bei den besten Präparaten nur stellenweise durch die etwa zehnmal so dicke Epidermisschicht hindurch erkennen. Um grössere Hautbezirke untersuchen zu können, versuchte ich die Grenzlamelle von den Epidermiszellen zu isolieren. Dies gelingt auf zwei Arten:

1. Das zu untersuchende Hautstück wird in einer Pankreatinlösung [2] verdaut. Dabei erweist sich die Grenzlamelle als viel weniger angreifbar als die zellulären Bestandteile und kann so isoliert werden. Sie wird auf einem Objektträger aufgetrocknet und mit Anilinblau gefärbt. Die Verdauungsmethode gelingt sowohl bei frischem wie bei fixiertem Material, wenn dieses in Alkohol aufbewahrt wurde. Haben die Tiere jedoch längere Zeit in Formalin gelegen, so ist die Epidermis unverdaulich.

2. Die noch lebenden Tiere werden in eine Azeton-Chloroformlösung von 3‰ gebracht. Nach 1—2 Stunden löst sich an den inzwischen in der Narkose gestorbenen Larven die Epidermis von der Grenzlamelle und kann leicht in grossen Fetzen abgestreift werden. Der so von der Epidermis befreiten Grenzlamelle haften allerdings von innen noch Pigmentzellen, Mesenchym- und Cutiszellen an, die zum Teil mechanisch entfernt werden können.

---

[1] Arch. exper. Zellforsch. 22.

[2] Pankreatin in Lamellen 3‰. Calc. Soda 1—2‰. 38—40° C; ½—2 Stunden.

Durch Zerreissen der Haut kann ferner die Struktur der Grenzlamelle indirekt nachgewiesen werden. Während losgelöste Epidermis ohne Grenzlamelle in ganz beliebigen Kurven zerreisst, lässt sie sich mit anhaftender Grenzlamelle nur in zwei aufeinander senkrecht stehenden Richtungen zertrennen. Sie verhält sich also wie ein Stück Tuch. Durch dieses Verfahren ist es möglich zu zeigen, dass die rechtwinklige Struktur der Grenzlamelle bei *Bombinator* schon da ist, bevor die adep. Mel. ein Gitterwerk gebildet haben, dass sie also richtunggebend auf die Pigmentzellen wirken kann (Abb. 1). Gleichzeitig zeigt das Bild, dass im Schwanz die Richtung der Fibrillen in auffallender Weise mit der Richtung der Segmentgrenzen übereinstimmt. Da es erst bei etwa 14-tägigen Larven möglich ist, die Grenzlamelle zu isolieren, ist für jüngere Larven einzig die Reissmethode erfolgreich.

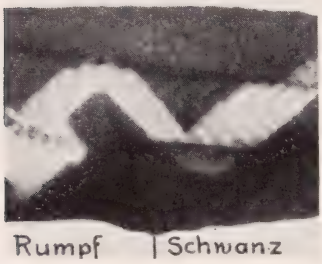


Abb. 1.

Bombinator; 5 Tage alt. Epidermis mit Anilinblau gefärbt und teilweise abgerissen, wodurch die ungefärbten Myotome sichtbar werden. Die Risslinien stehen rechtwinklig zueinander. 16 ×.

Die Verbreitung der rechtwinklig strukturierten Grenzlamelle im Tierreich.

Die folgende Tabelle zeigt Stadium, Methode und Ergebnis bei den untersuchten Tierarten:

Acranier			
Branchiostoma	ausgewachsen	*d*	+
Tunicaten			
Ascidie	ausgewachsen	*i*	—
Vertebraten			
Fische			
Dottersackforelle	Larve	*d*	+
Amphibien			
Axolotl	Larve	*d*	+
	nach Metamorphose	*i*	+
Triton	Larve	*i*	+
	juvenile Landform	*i*	+
Bombinator	Larve	*d*	+
Hyla	Larve	*i*	+
Xenopus [1]	Larve	*d*	+

[1] Zuchmethode: P. Gasche, Rev. suisse Zool. 50. Herrn Dr. Gasche möchte ich für die Zusendung von *Xenopus*-Eiern und -Larven herzlich danken.

Reptilien			
Ringelnatter	Embryo	*i*	—
Vögel			
Hühnchen	Embryo	*i*	—

d Struktur direkt an der isolierten Grenzlamelle gesehen.
i Struktur indirekt aus den Risslinien erschlossen.
+ Fibrillen der Grenzlamelle rechtwinklig gekreuzt.
— Grenzlamelle nicht derart strukturiert.

Diese noch unvollständige Tabelle zeigt, dass die Grenzlamelle der Cutis sowohl bei dem niedersten Chordaten *Branchiostoma* wie bei den bisher untersuchten Anamniern im wesentlichen gleich gebaut ist und eine rechtwinklig gekreuzte Fibrillärstruktur aufweist. Die Versuche an Schlangen und Hühnchen sind noch unsicher, da mir bisher nur Formalinmaterial zur Verfügung gestanden hat. Sollte sich obiger Befund an frischem Material bestätigen, so wäre offenbar diese Art Grenzlamelle zum mindesten auf die als Larven im Wasser lebenden Chordaten beschränkt.

Die orthogonale Struktur der Grenzlamelle.

Zur genaueren Untersuchung der Struktur der Grenzlamelle ist *Bombinator* besonders geeignet, weil uns hier die adep. Mel. wegweisend sein können. An den Seiten des Rumpfes und im Bereich der Myotome bilden sie ein geradliniges Gitterwerk mit quadratischen und rechteckigen Feldern. Dementsprechend ist an diesen Stellen die Grenzlamelle ganz gleichmässig gebaut und sieht so aus wie ein feingewobenes Tuch (Abb. 2). An der Basis des Flossensaumes kann man aber eine eigenartige Bogenstruktur der adep. Mel. feststellen (Abb. 3), der, wie der Reissversuch beweist, eine ebenso verlaufende Fibrillärstruktur zugrunde liegt (Abb. 4). Obschon hier die

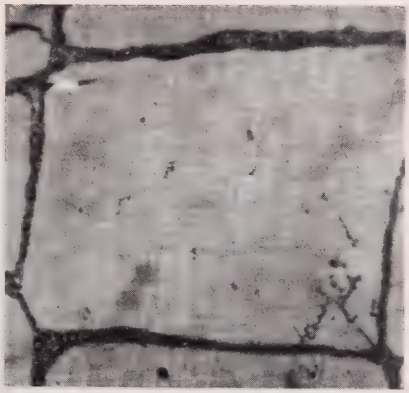


Abb. 2.
Bombinator, Rumpf dorsal. Isolierte Grenzlamelle mit adep. Mel. 230 ×.

Fasern nicht mehr geradlinig verlaufen, kreuzen sie sich doch unter einem rechten Winkel. Die Orthogonalität scheint also das massgebende Prinzip zu

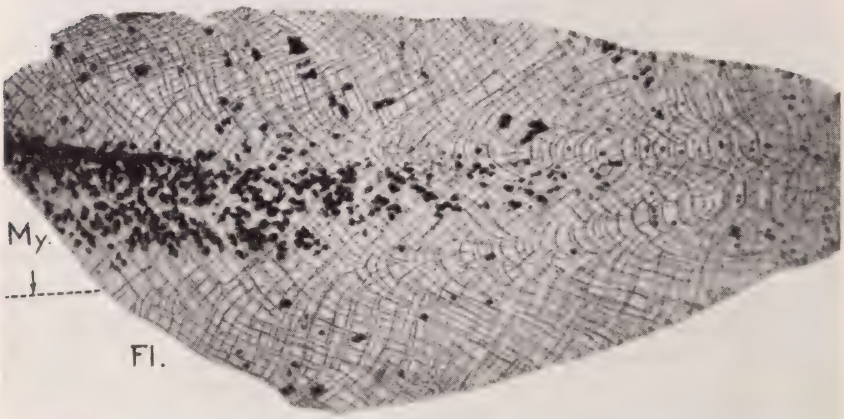


Abb. 3.
Bombinator. Haut einer Schwanzseite mit adep. Melanophorennetz. My. = Myotombereich; Fl. = ventraler Flossensaum. 10 ×.

sein, das bei der Bildung der Fibrillärstruktur der Grenzlamelle unter allen Umständen befolgt wird. Dieses Prinzip ist an jedem Punkt der Bogenstruktur eingehalten. Im Zusammenhang mit ihr stehen besondere Ausnahmepunkte: einmal Fünfeckspunkte, ausserdem aber auch Dreieckspunkte. Beide vermitteln, wie in Abbildung 5 dargestellt ist, den Übergang vom ge-

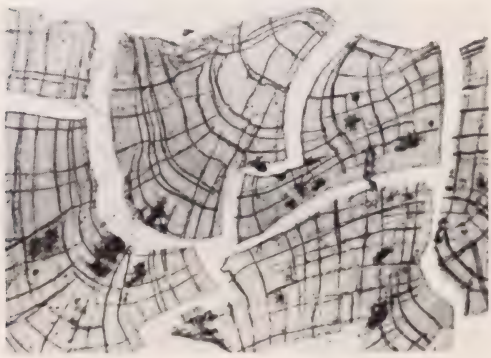


Abb. 4.
Bombinator. Rissbild der Haut aus dem Bereich der Bogenstruktur des Schwanzes. 32 ×.

radlinigen zum Bogengitter. Ausnahmepunkte beider Arten sind jedoch nicht nur im Zusammenhang mit solchen Übergängen, sondern auch isoliert zu finden, oft aber in Zweiergruppen zusammen, in welchem Fall sich ihre Wirkung in der weiteren Umgebung aufhebt (Abb. 5). Auch schon in der allernächsten Umgebung der Ausnahmepunkte kann durch die Biegung der Linien die Orthogonalität gewahrt bleiben.

Grössere Gebiete mit Bogenstruktur sind nur an der Basis des dorsalen und ventralen Flossensaumes zu finden (Abb. 3). An diesen Stellen, wie auch in der ventralen Medianlinie des Rumpfes, sind die Ausnahmepunkte in nicht konstanter Zahl und mit wechselnder Anordnung anzutreffen.

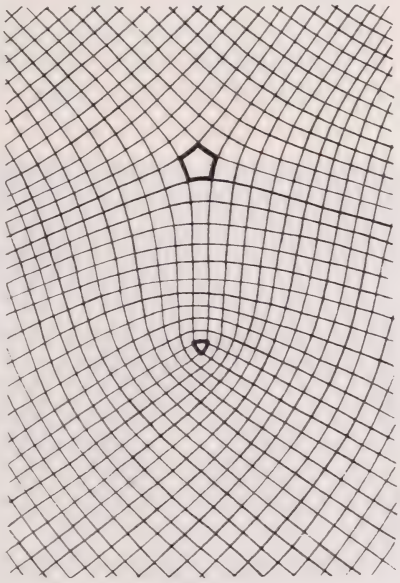


Abb. 5.

Sich rechtwinklig schneidende Liniensysteme mit einer Zweiergruppe von Dreiecks- und Fünfeckspunkt, die eine Zone mit Bogenstruktur einschliessen.

Diskussion.

Die funktionelle Bedeutung der Grenzlamelle mag, wenn sich der negative Befund an Amnioten bestätigt, in der elastischen Verfestigung der dünnen Haut stark beweglicher, wasserlebender Chordaten erblickt werden. Man kann zeigen, dass im Myotombereich in bezug auf den Knick- und Dehnungswiderstand die Anordnung der Fibrillen in einem Winkel von 45° zur Längsachse mechanisch wohl am günstigsten für die seitliche Schlängelbewegung ist.

Es stellt sich aber auch die Frage, wie man sich die Entstehungsweise dieser so gesetzmässig gebauten Eiweissschicht vorstellen kann. Die Tatsache, dass sich auch an den kompliziert gebauten Stellen die Fibrillen stets rechtwinklig kreuzen, kann mit der Annahme, dass die Spannungsrichtung bei der Bildung der Grenzlamelle allein massgebend sei, nicht erklärt werden. Die

Ursache zu diesem Verhalten muss vielmehr in der Beschaffenheit des Gerüsteiweisses selbst liegen. Es könnte sich hier um einen Vorgang handeln, der eher mit einem Kristallisationsprozess zu vergleichen wäre. Das Bogenmuster des Schwanzes würde dann als Ausdruck der ganz besonderen Wachstumsverhältnisse dieser Bezirke zu bewerten sein. Sollte sich die Grenzlamelle wirklich auf diese Weise bilden, so müsste der mikroskopischen Struktur eine submikroskopische entsprechen und das Prinzip des rechtwinkligen Überkreuzens müsste auf der physikalisch-chemischen Natur dieses Eiweisses beruhen.

Mit Methoden der Entwicklungsmechanik kann man wohl über den Zeitpunkt des Entstehens der Grenzlamelle und den Zusammenhang der Fibrillenrichtung mit der Richtung der Myotomgrenzen Aufschluss erhalten, mit solchen Experimenten vielleicht auch das Zustandekommen und die Verteilung der Ausnahmepunkte und Bogenfiguren ergründen. Um jedoch Einblick in das Wesen der orthogonalen Struktur zu erhalten, wird man aber mit physikalischen und chemischen Methoden vorgehen müssen.

N° 17. **J. Kälin** und **L. Knüsel.** — Über die Krallen der Crocodiliden. Mit 6 Textfiguren.

Nach Boas (1884, 1894, 1931), der sich zum ersten Mal genauer mit der vergleichenden Anatomie der Krallen beschäftigte, sind Krallen, Nägel, Hufe und Klauen der Wirbeltiere durch einen gemeinsamen Bauplan gekennzeichnet. Als „ursprünglichstes" Gebilde sei hier die Kralle aufzufassen, wobei Krallensohle und Krallenplatte Regionen eines primär einheitlichen Ganzen bilden sollen. In diesem Punkt schliesst sich auch Goeppert (1898) an Boas an. Bereits Gegenbaur (1885) zieht aber wegen der bei vielen Wirbeltieren verschiedenen Struktur von Krallensohle und Krallenplatte die primäre Einheitlichkeit der Kralle in Zweifel. Goeppert erklärt im Gegensatz zu Boas die Urodelenkralle als Homologon der Amniotenkralle. Vergleicht man die Darstellungen welche von Boas, Gegenbaur, Goeppert, Zietschmann (1919),

SEIFFERT (1942) und anderen über den Aufbau der Tetrapodenkralle gegeben wurden, dann kann man sich des Eindrucks kaum erwehren, dass hier wenigstens zum Teil morphologisch ungleichwertige Gebilde vorliegen. Während bei Amphibien (*Xenopus laevis* Daud., *Onychodactylus japonicus* Houtt.) die ganze Kralle einen einheitlichen Hornmantel bildet, findet sich bei Säugern, aber auch bei vielen Reptilien, eine „Krallenplatte", die sich in ihrer Struktur wesentlich von der Krallensohle unterscheidet. So findet man z. B. bei *Lacerta vivipara* Jacq., dass die „Krallenplatte" die Weichteile der Endphalax und die Krallensohle überragt. Die Krallensohle biegt am terminalen Ende nach oben und hinten um und bildet so die Terminallage, die also mit der Sohle eine Einheit darstellt. Während beim Amphibientypus die Matrix von dorsaler und ventraler Partie einen einheitlichen Mantel darstellt, sind hier, beim Lacertatypus, Matrix der „Sohle" und Matrix der „Platte" vorn durch eine sterile Zone getrennt (BOAS 1894).

FIG. 1.
Embryo von *Melanosuchus niger* Spix. Lateralansicht der rechten Hinterextremität. Vergr. ca. 11-fach.

SEIFFERT hat 1942 an *Lacerta* auch eine selbständige Anlage sowohl für die „Sohle" als auch für die „Platte" festgestellt. Auf Grund dieses Befundes und durch den Vergleich mit anderen Amnioten ist SEIFFERT zur Auffassung gelangt, dass die Krallen der Amnioten ganz allgemein nicht der „Primordialkralle" der Amphibien entsprechen. Nach SEIFFERT wäre zwar die Krallensohle der Amnioten als Rudiment der Primordialkralle aufzufassen; die „Krallenplatte" der Amnioten dagegen sei eine andere Bildung, in phylogenetischer Hinsicht eine

Neubildung. Während die Primordialkralle der Amphibien rückgebildet sei, wäre aus einer Kegelschuppe die „Krallenplatte" der Amnioten entstanden.

Die Arbeit von SEIFERT hat uns veranlasst, an dem zur Verfügung stehenden Material die Entwicklung der Krallen bei den Crocodiliden genauer zu untersuchen. Schon RATHKE (1866), VOELTZKOW (1899) und GÖLDI (1900) sind auf die merkwürdigen Anschwellungen aufmerksam geworden, welche sich an den Krallenanlagen der Crocodiliden vorfinden. Sie zeigen, wie VOELTZKOW feststellte, bei der Gattung *Crocodylus* in der Dorsalansicht vorübergehend die Form eines Hufes. Schnittserien ergeben, dass es sich um rein epidermale Bildungen handelt, für welche wir die Bezeichnung Epidermisschwiele anwenden. Bei *Melanosuchus niger* Spix verursacht die Epidermis schwiele eine sehr starke Wölbung an der Ventralseite der Krallenanlage, so dass diese am terminalen Ende mehr oder weniger knopfförmig erscheint (Fig. 1), während sie dagegen bei *Caiman crocodilus* L. an die Haftscheiben gewisser Amphibien erinnert (Fig. 2). Breit-hufförmig sind die Epidermisschwielen bei *Caiman latirostris* Daud. Figur 3 zeigt einen Längsschnitt durch die Krallenanlage eines Embryo von *Melanosuchus niger* Spix von 30 mm Rumpflänge. Dorsal ist die Epidermisschwiele oberflächlich durch eine quere Furche vom übrigen Bereich der Epidermis abgesetzt. Dorsale und ventrale Epidermis der Krallenanlage gehen sowohl im Stratum germinativum als auch im Stratum corneum continuierlich ineinander über.

FIG. 2.

Embryo von *Caiman crocodilus* Laur. Dorsalansicht der linken Vorderextremität. Vergr. ca. 8-fach.

Ein Unterschied im Aufbau jener Regionen, welche Krallensohle und Krallenplatte entsprechen, kann also nicht beobachtet werden. Mit Pikronigrosin wird ein Teil der Epidermis bereits stark gelb gefärbt; er ist als scharf abgegrenzte Zone an der Dorsalseite besonders auffallend und deutet die fortgeschrittene Verhornung an. Das Stratum germinativum bildet an der Spitze der Anlage einen zungenförmigen Fortsatz in die Epidermisschwiele. Figur 4 zeigt einen Querschnitt durch die Gegend der letzteren. Man erkennt die starke Wucherung der Epidermis. Die Schwiele wird zur Hauptsache schon vor dem Schlüpfen bruchstückweise abgestossen bis nur

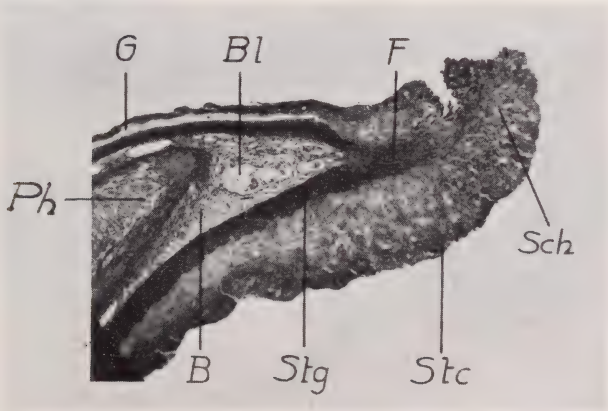


Fig. 3.

Längsschnitt durch die Krallenanlage eines Embryo von *Melanosuchus niger* Spix. (Färbung: Hämalaun P. Mayer, Pikronigrosin). Ph = Endphalanx; B = Bindegewebe; Stg = Stratum germinativum; G = gelbe Schicht; Stc = Stratum corneum; Bl = Bluträume; F = Fortsatz des Stratum germinativum in die Epidermisschwiele; Sch = Epidermisschwiele. Vergr. ca. 45-fach.

mehr das Material von Krallensohle und Krallenplatte übrig bleibt. Figur 5 zeigt einen Längsschnitt durch die Krallenanlage eines Embryo von *Crocodylus porosus* Schneid. von 37 mm Rumpflänge. Die Epidermisschwiele als solche ist schon fast ganz rückgebildet. Vorn finden sich in der Tiefe des Stratum corneum V-förmige Scheitelzellen, die einen vollkommenen Übergang von dorsalem und ventralem Bereich, also von Krallenplatte und Krallensohle darstellen. Sehr deutlich zeigt sich die primäre Einheit von Sohle und Platte auch an einem juvenilen Exemplar von *Alligator mis-*

sissippiensis Daudin. Das Stratum corneum weist im ganzen Umfang von Platte und Sohle durchaus homogenen Bau auf. Der etwas weniger dichtere Bau der Krallensohle wird erst im postembryonalen Leben deutlich und mag mit der unterschiedlichen funktionellen Beanspruchung zusammenhängen.

Die Auffassung Seiferts, dass die Amniotenkralle ganz allgemein aus zwei primär unabhängigen Gebilden aufgebaut sei, kann also nicht bestätigt werden. Wie die Amphibienkralle ist auch die Kralle der Crocodiliden ein primär einheitliches Ganzes. Der totalen Homologie dieser Organe steht also nichts im Wege. Wir bezeichnen daher alle ontogenetisch primär einheitlichen Krallen als Primordialkrallen.

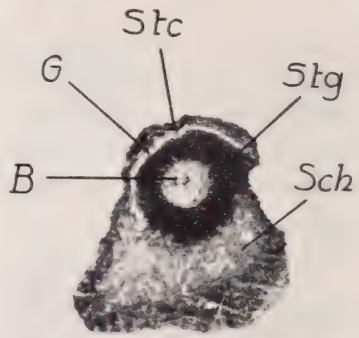


Fig. 4.

Querschnitt durch die Krallenanlage eines Embryo von *Melanosuchus niger* Spix. (Färbung und Bezeichnungen wie in Fig. 3). Vergr. ca. 45-fach.

Vergleichen wir nun die juvenile Crocodilidenkralle mit der Kralle von *Gecko vittatus* Houtt., dann kann die wesentliche Übereinstimmung im Bau der „Krallenplatte" dieser Form

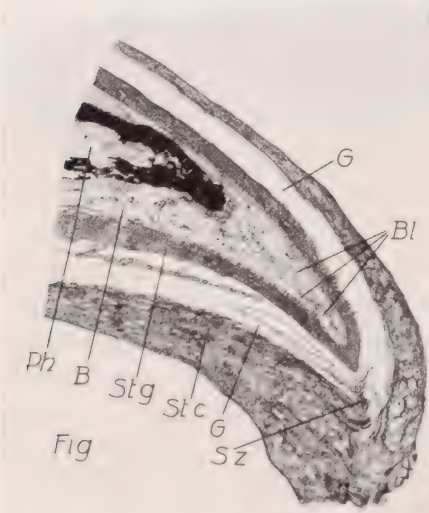


Fig. 5.

Längsschnitt durch die Kralle eines älteren Embryo von *Crocodylus porosus* Schneid. (Färbung Pikronigrosin). Sz = „Scheitelzellen" (übrige Bezeichnungen wie in Fig. 3). Vergr. ca. 210-fach.

mit der Crocodilidenkralle nicht bezweifelt werden. Denn hier wie dort handelt es sich um eine einheitliche, selbst in ihrer inneren Schichtung wesentlich übereinstimmende dütenförmige Hornbildung, eine spezialisierte kegelförmige Hornschuppe des Integumentes in der Gegend der Endphalanx.

Sind aber Primordialkralle der Crocodiliden und sogenannte „Krallenplatte" der Geckoniden homolog, dann ergibt sich aus dem Vergleich der verschiedenen Krallentypen ein Bild, das von der Theorie SEIFERTS wesentlich abweicht (Fig. 6). An *Gecko* schliesst sich *Lacerta vivipara* Jacq. an, bei welcher Form der zentrale Hohl-

FIG. 6.

Schema zur Homologisierung verschiedener Krallentypen. Die homologen Krallenteile sind in gleicher Tönung dargestellt. *a* = *Xenopus*; *b* = *Alligator*; *c* = *Gecko*; *d* = *Lacerta*; *e* = *Felis*; *f* = *Didelphys*; *g* = *Homo*. Mit Benützung der Darstellung von SEIFERT (1942).

raum der Primordialkralle völlig verschwunden ist. Auf wesentlich gleicher Stufe steht die Kralle vieler Säuger, z. B. von *Felis ocreata* Gm. (BOAS 1931). Bei *Didelphys* endlich ist die Sohle der Primordialkralle völlig verschwunden, womit prinzipiell gleiche Verhältnisse wie beim Primatennagel erreicht sind. Es ergibt sich also, dass die Krallensohle der *Lacertilia* und der *Mammalia* (und vielleicht auch der Vögel) morphologisch als sekundäre Bildungen zu betrachten sind, und in der Primordialkralle kein Homologon finden. Wir bezeichnen sie deshalb als sekundäre Krallensohle. Die zugehörige „Krallenplatte" der Autoren sei, je nachdem auch die ventrale Partie der Primordialkralle, also die Sohle der letzteren, vorhanden ist oder nicht, schlechthin als Primordialkralle oder als primäre Krallen-

platte bezeichnet. Hieraus ergibt sich folgendes Schema der Teilnahme homologer Bestandteile am Aufbau der verschiedenen Wirbeltierkrallen:

Einfache Kralle:	Primordialkralle (mit primärer Krallensohle und primärer Krallenplatte).	*Amphibia* *Crocodilia* *Chelonia ?*
Zusammengesetzte Kralle:	Primordialkralle und sekundäre Krallensohle oder primäre Krallenplatte und sekundäre Krallensohle.	*Lacertilia* *Mammalia* *Aves ?*

WICHTIGSTE LITERATUR

1884. Boas, J. E. V. *Ein Beitrag zur Morphologie der Nägel, Krallen, Hufe und Klauen der Säugetiere.* Morph. Jahrb., Bd. 9.

1894. —— *Zur Morphologie der Wirbeltierkralle.* Morph. Jahrb., Bd. 21.

1942. Seifert, R. *Studien zur Morphologie und Phylogenie der Wirbeltierkrallen.* Z. wiss. Zool., Abt. A, Bd. 155.

1899. Voeltzkow, A. *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Reptilien. I. Biologie und äussere Körperform von Crocodilus madagascarensis Grand.* Abh. Senckenberg, naturf. Ges., Bd. 26. Strassburg.

(Diese und die folgende Mitteilung sind einer Arbeit entnommen, welche unter dem Titel: „L. Knüsel, *Beiträge zur Morphologie und Funktion der Crocodiliden-Extremitäten*" als Beilage zum Jahresbericht der Kantonalen Lehranstalt Sarnen 1944 erscheinen wird.)

N° 18. **J. Kälin** und **L. Knüsel.** — Über die Lokomotion der Crocodiliden.

Die Arbeiten von Huene's (1925, 1933) über die triassische Reptilordnung der *Pseudosuchia* haben uns gezeigt, dass wir es hier mit einer ungewöhnlich plastischen Gruppe zu tun haben, an welche morphologisch und höchst wahrscheinlich auch phylogenetisch verschiedene andere Sauropsidenordnungen anknüpfen. Von besonderem Interesse sind in diesem Zusammenhang jene Pseudosuchier, an welche die *Crocodilia* anschliessen: die *Sphenosuchus*-Gruppe. Den Übergang mit starker Anhäufung crocodiloider Merkmale bieten die Genera *Notochampsa* und *Erythrochampsa*. Was aber berechtigt, diese Gattung bereits den echten *Crocodilia*, den *Eusuchia* im Sinne von Lyddeker (1887) einzugliedern, ist unter anderem die eigentümliche Verlängerung der beiden proximalen Carpalia, von denen das eine, wie Steiner (1934) gezeigt hat, ein Verschmelzungsprodukt von Radiale, Centrale radiale proximale und Intermedium, das andere aber ein Ulnare darstellt. Dieses eigentümliche Baumerkmal ist für die Crocodilia gruppentypisch und veranlasste schon von Huene (1913) anzunehmen, dass die genannten Elemente beim Übergang von bipeden Sphenosuchiern zu quadrupeden *Crocodilia* eine sekundäre Verlängerung erfahren hat. Die Bipedie der Sphenosuchiern ergibt sich vor allem aus der Schwäche und Kürze der vorderen Extremitäten bei typischen Sphenosuchiern wie *Sphenosuchus* und *Pedeticosaurus*.

Verschiedene Umstände geben Veranlassung anzunehmen, dass die Bipedie der „*Procrocodilia*" wahrscheinlich eine arboricole Sprungbipedie gewesen sei. Dafür sprechen:

1. Die Proportionen im hinteren Autopodium: Die ungefähr gleichartige Ausbildung der gut entwickelten Metatarsalia I bis IV unter gleichzeitiger Rückbildung von Metatarsale V sowie die parallele Lagerung der genannten Elemente bei *Notochampsa* und *Erythrochampsa* entspricht durchaus den bei *Scleromochlus* gefundenen Verhältnissen. *Scleromochlus* aber ist ein Pseudosuchier, dessen arboricole Bipedie kaum zu bezweifeln ist (von Huene 1914). Analoge Verhältnisse finden sich auch bei den *Cheiroptera*

und den *Pterosauria*, wo die hinteren Extremitäten wenigstens teilweise zum Klettern benützt werden. Wie Böker (1921) gezeigt hat, lässt sich für den Erwerb des bipeden Hüpfens im Gezweig bei Sauropsiden eine Formenreihe aufstellen, wobei die 1. und 2. Zehe verlängert, die 5. aber rückgebildet wird. Bei den Crocodiliden zeigen die Zehen Verhältnisse, welche weitgehend jenen von *Archaeornis* als Endglied der genannten Reihe entsprechen. Das aber spricht für gleichartige, d. h. für arboricole Lebensweise bei den Stammformen beider Gruppen.

2. In gleiche Richtung weist die auffallende Schlankheit des Coracoides von *Notochampsa* und *Erythrochampsa*, wodurch wiederum eine Übereinstimmung mit *Scleromochlus*, den *Pterosauria* und den Vögeln vorliegt.

3. Für arboricole Lebensweise sprechen auch die Proportionen im Handskelett. Wie schon Nopsca (1923) hervorhob, ist bei primär arboricolen Sauropsiden meistens der 2. Finger der längste: das wird bestätigt durch die Vögel und die primitiven Theropoden, deren Abstammung von arboricolen Ahnen kaum zu bezweifeln ist (von Huene 1914, Abel 1912). Bei den primitiven Theropoden ist ausserdem der 2. Finger der stärkste und nur der 1., 2. und 3. Finger sind mit Krallen ausgestattet. Bei den gegenüber den Crocodilinen als ursprünglicher zu bewertenden Alligatorinen aber findet man wiederum gelegentlich, dass nicht, wie meistens bei den rezenten Crocodiliden, der 3., sondern der 2. Finger der längste ist. (Wir haben das sowohl bei *Alligator mississippiensis* Daudin als auch bei *Caiman crocodilus* L. und ausserdem bei einem Embryo von *Crocodylus porosus* Schneid. beobachtet.) Durchwegs sind bei den rezenten Crocodiliden die Finger 1 bis 3 bekrallt und der 1. Finger ist der stärkste. Die Übereinstimmung mit primitiven Theropoden und damit der Hinweis auf die Wahrscheinlichkeit gleichartiger, also arboricoler Lebensweise der Stammformen beider Gruppen, ist also unverkennbar.

Endlich darf nicht vergessen werden, dass bei arboricoler Lebensweise die anpassungsmässige Bedeutung der Umkonstruktion zur Bipedie und die parallele Orientierung der Strahlen in den hinteren Autopodien besonders verständlich wären.

Für die transitorischen Formzustände, wie sie uns in den verschiedenen Formen der embryonalen Epidermisschwielen bei den

Crocodiliden begegnet sind, ist zunächst die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen, dass es sich hier um Bildungen handelt, denen keine besondere funktionelle Bedeutung zukommt. Nun ist aber von O. Kuhn (1938) ein Crocodilide beschrieben worden, der in diesem Zusammenhang besonderes Interesse verdient. Es handelt sich um *Weigeltisuchus geiseltalensis* Kuhn, bei dem Endphalangen vorkommen, welche jene Form zeigen, die wir für die Epidermisschwielen von *Crocodylus* beschrieben haben: die Hufform. Damit aber ist die Möglichkeit nicht von der Hand zu weisen, dass auch jene Gestalten der Epidermisschwiele, wie sie bei *Caiman crocodilus* L. oder bei *Melanosuchus niger* Spix vorliegen, funktionelle Bedeutung hatten. Diese Möglichkeit wird umso einleuchtender, wenn wir uns vor Augen halten, dass gerade bei der als wahrscheinlich anzunehmenden arboricolen Bipedie der „*Procrocodilia*" die funktionelle Bedeutung eines solchen Organes im Sinne einer Kletterschwiele ohne weiteres verständlich wäre.

Um die Bewegungen rezenter Crocodiliden sicher zu analysieren, wurde im Zoologischen Garten Zürich ein Film aufgenommen, der dank den gewonnenen Zeitlupenaufnahmen, das hier Wesentliche mit Sicherheit erkennen lässt. Es handelt sich um einen *Alligator mississippiensis* Daudin von ca. 1,20 m Länge. Herrn Direktor Hofmann sei für das freundliche Entgegenkommen auch an dieser Stelle herzlich gedankt.

Bei terrestrischer Fortbewegung weichen die Crocodiliden nicht wenig vom typischen Schreitkriechen lacertoider Reptilien ab. Im Gegensatz zu dieser für Sauropsiden wohl sehr ursprünglichen Lokomotionsweise wird bei rascher Fortbewegung der Krokodile der Rumpf relativ viel höher getragen, weil das Stylopodium im Ablauf der Bewegungsphase Orientierungen zeigt, welche gesamthaft der vertikalen Stellung viel näher kommen als der horizontalen. Hierin und in der Tatsache dass die Längsachsen der Autopodien parallel zur Körperlängsachse eingestellt bleiben, liegt eine Annäherung an das Schreiten plantigrader Säugetiere vor. Wie bei plantigraden Säugern findet vor dem Abheben des hinteren Autopodium ein Übergang in die digitigrade Stellung, ja darüber hinaus in die unguligrade Position statt. Auch das vordere Autopodium zeigt unmittelbar vor dem Abheben die unguligrade Position. Im Gegensatz zu den Ausführungen von Huene's (1913) zeigt sich mit aller Deutlichkeit die Korrelation der Bewegungen

von vorderer und hinterer Extremität. Sie werden kreuzweise alternierend vorgesetzt, gleichzeitig die Hand der einen und der Fuss der anderen Seite. Dem lacertoiden Typus des Schreitkriechens entspricht dagegen die Tatsache, dass vorderes und hinteres Autopodium in einem laterad konvexen Bogen vorgesetzt werden und der Rumpf abwechslungsweise etwas nach rechts oder links ausgebogen wird. Stets bildet der proximale Teil des Carpus beim Aufstützen des Vorderbeines eine funktionelle Einheit mit dem Unterarm, so dass seine Bedeutung als Verlängerung des Zeugopodiums in die Augen springt. Es handelt sich hier um einen Lokomotionstypus, der, um seine Annäherung an das Schreiten der Säuger anzudeuten, als Kriechschreiten bezeichnet sei.

Die Schwimmbewegung kommt namentlich durch seitliche Schwanzschläge zustande. Bei rascher Fortbewegung sind die Vorderbeine nach hinten eng an den Rumpf angelegt. Bei langsamer Lokomotion können die Extremitäten mehr oder weniger nach der Seite ausgestreckt werden und dienen dann als Balanceapparat. Während des Schwimmens dienen die hinteren Extremitäten als Steuer; für die Lokomotion als solche haben sie höchstens eine ganz untergeordnete Bedeutung. Die Ausschläge des Schwanzes beginnen an der Wurzel und verlaufen von da wellenförmig zum freien Ende. Wenn in einer ersten Phase die Schwanzwurzel nach rechts ausschlägt, bildet die Rumpfachse zugleich einen leicht nach links konvexen Bogen; Kopf und Hals aber sind gleichzeitig etwas nach rechts abgebogen. Dann schlägt die Schwanzwurzel in einer zweiten Phase nach links aus, nach welcher Richtung gleichzeitig Kopf und Hals etwas abgedreht werden; die Rumpfachse ist dafür jetzt nach rechts leicht konvex geworden. Hierauf folgt wiederum die erste Phase usw. Es handelt sich also um jene primitive Art der Fortbewegung, welche man bei vielen Urodelen und bei der Meerechse *Amblyrhynchus* findet, und die Böker (1935) als Schlängelschwimmen bezeichnet hat. Dadurch dass der Schwanzquerschnitt ventral breiter ist als dorsal, kommt eine schwach hypobathische Wirkung zustande.

Für verschiedene Crocodiliden haben wir dir wichtigsten Proportionen des Extremitätenskelettes in bildlichen Indices dargestellt und dabei zum Teil mit der Rumpflänge in Beziehung gesetzt (Rumpflänge = Abstand zwischen den Ansatzstellen von vorderer und hinterer Extremität). Drei Entwicklungsstufen von *Crocodylus*

porosus Schneid. zeigen, dass die Extremitäten relativ zur Rumpflänge schrittweise kürzer werden. Das Längenwachstum von Metacarpalia und Metatarsalia übertrifft hier dasjenige der Finger und Zehen. Die fortschreitende Einpassung ins Wasserleben kommt im allgemeinen auch in einer Verlängerung des Rumpfes relativ zur Extremitätenlänge zum Ausdruck. Bei *Gavialis gangeticus* Gmelin ist, offenbar im Zusammenhang mit ihrer Funktionslosigkeit bei rascher Fortbewegung im Wasser die Vorderextremität besonders schwach und kurz geworden.

Der Hauptstamm der *Crocodilia* entfaltete sich aus einer terrestrischen Wurzel. Im Laufe des Mesozoicum sind des öftern Seitenzweige des Hauptstammes mehr und mehr ins Wasserleben eingepasst worden: *Teleosauridae*, *Geosauridae*, *Metriorhynchidae*, *Crocodilidae* usw.

Die *Procrocodilia* und die *Crocodilia* erlauben uns, folgende Stufen der Lokomotionstypen zu unterscheiden:

Procrocodilia: Bipedie (wahrscheinlich arboricole Sprungbipedie kombiniert mit Sohlenklettern der hinteren Extremitäten).

Crocodilia:
1. Kriechschreiten.
2. Kriechschreiten in mehr oder weniger hohem Masse kombiniert mit Schlängelschwimmen.

WICHTIGSTE LITERATUR

1929. Böcker, H. *Einige Ergebnisse einer biologisch-anatomischen Forschungsreise in Nordbrasilien.* Anat. Anz., Bd. 67.

1913. Huene, F. von. *Beobachtungen über die Bewegungsart der Extremitäten von Krokodilen.* Biol. Zbl., Bd. 33.

1925. —— *Die Bedeutung der Sphenosuchusgruppe für den Ursprung der Krokodile.* Ztschr. ind. Abst.-Vererbgsl., Bd. 38.

(Diese und die vorausgehende Mitteilung sind einer Arbeit entnommen, welche unter dem Titel: L. Knüsel, *Beiträge zur Morphologie und Funktion der Crocodiliden-Extremitäten*, als Beilage zum Jahresbericht der Kantonalen Lehranstalt Sarnen 1944 erscheinen wird.)

N° 19. **H. Gloor**, Zool. Institut der Universität Zürich. — Phänokopie einer Letalmutante (*crc*) von *Drosophila melanogaster*. Mit 3 Textabbildungen.

Herrn Prof. Dr. F. Baltzer zum 60. Geburtstag gewidmet.

1. Einleitung.

Der normale Phänotypus kommt durch das Zusammenwirken von Erbfaktoren und Umweltfaktoren zustande. Abänderungen dieses Phänotypus sind daher auf zwei Wegen möglich. Sie können entweder auf Änderung der Erbsubstanz beruhen; in diesem Fall handelt es sich um Mutationen, oder es können durch Änderung von Umweltfaktoren Modifikationen entstehen. Häufig bestehen nun zwischen Modifikationen und Mutationen einer Species weitgehende Ähnlichkeiten. Eine Modifikation kann also, wie sich Guyénot [1] ausdrückte, die Kopie einer Mutation sein. Die Übereinstimmung von erblichen und nichterblichen Abweichungen im Phänotypus wird dann von besonderem Interesse sein, wenn bestimmte Mutationen durch genau definierbare experimentelle Eingriffe phänotypisch kopiert werden können. Versuche dieser Art wurden zuerst von Goldschmidt [2], Schultz [3] und Friesen [4] mit Erfolg durchgeführt. Es zeigte sich, dass man durch bestimmte Behandlung mit einer gewissen Regelmässigkeit bestimmte Kopien erhält. Goldschmidt prägte dafür die Bezeichnung „Phänokopien", während Friesen den bereits früher für strahleninduzierte Veränderungen verwendeten Ausdruck „Morphosen" wählte.

Zur Erzeugung von Phänokopien können verschiedenartige experimentelle Eingriffe benützt werden, so vor allem Röntgenstrahlen und abnorm hohe oder abnorm tiefe Temperaturen. Seit den ersten Phänokopie-Versuchen von Goldschmidt wurden von verschiedenen Autoren vor allem Flügel- und Borstenmodifika-

---

[1] L'évolution en biologie. La Renaissance du Livre, Paris 1929, p. 60.
[2] Biolog. Zentralbl. 45, 1929. Zeitschr. ind. Abst. Vererbl. 69, 1935.
[3] Amer. Naturalist 69, 1935.
[4] Roux' Arch. 134, 1936.

tionen, ferner Abnormitäten der Augen, der Beine und des Abdomens untersucht. Im folgenden wird über den Versuch berichtet, die Phänokopie eines Letalfaktors zu erzielen.

2. Der Letalfaktor.

Der von Hadorn und Gloor [1] beschriebene rezessive Faktor *cryptocephal* (Symbol *crc*, Locus 2 — 55 ± 1) ist einer der seltenen spät wirkenden Letalfaktoren bei *Drosophila*. Die letalen *crc*-Homozygoten sterben im Puparium nach Abschluss der Imaginalentwicklung als hochgradig missbildete Imagines. Da sie nicht ausschlüpfen können, seien sie im weiteren als *crc*-Puppen bezeichnet. Diese *crc*-Puppen (Abb. 1 *b*) sind scheinbar kopflos. Sie bestehen, äusserlich gesehen, nur aus Thorax und Abdomen. Der Thorax ist immer imaginal differenziert, mit voll ausgebildeten, wenn auch etwas verkürzten Borsten, Flügeln, Halteren und Beinen. Das auffallend verlängerte Abdomen erreicht im Gegensatz zum Thorax nicht immer den imaginalen Zustand: in vielen Fällen sind keine Borsten und Sklerite ausgebildet. Oft ist nur ein vorderer Abschnitt des Abdomens imaginal differenziert. Der äusserlich fehlende Kopf der *crc*-Letalen ist im Thorax verborgen. Alle Kopforgane sind imaginal differenziert. Sie bilden, wie aus Abb. 1 *b* ersichtlich ist, eine nach vorn geöffnete Blase (Kbl.), in deren Lumen die Borsten hineinragen. Das Lumen entspricht also der äusseren Oberfläche des Kopfes, und die Situation ist so, als ob der Kopf in den Thorax

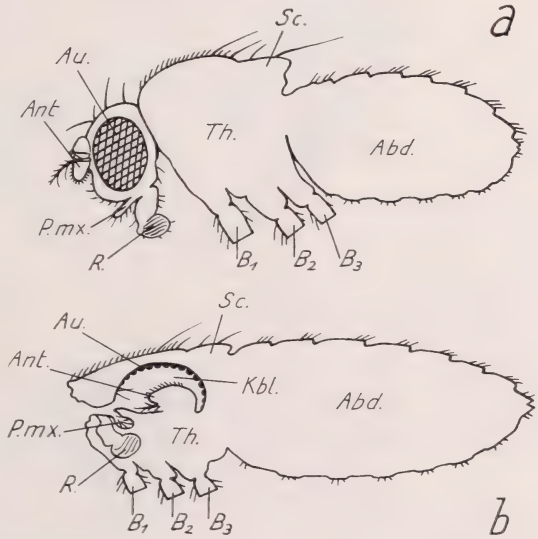


Abb. 1.

Lage der Kopforgane bei der normalen Imago (*a*) und bei der letalen *crc* Puppe (*b*), schematisch. *Abd.* = Abdomen; *Ant.* = Antenne; *Au.* = Auge; B_{1-3} = 1.—3. Bein; *Kbl.* = Lumen der Kopfblase; *Pmx.* = Maxillentaster; *R.* = Rüssel; *Sc.* = Scutellum; *Th.* = Thorax.

[1] Rev. suisse Zool. 50, 1943.

hinein umgestülpt wäre. Durch diese Verlagerung sind Kopf- und innere Thoraxorgane sehr stark deformiert (vergl. Abb. 2 *a*, *b*, normale Imago, und 3 *a*, *crc*-Puppe). Für eine quantitative Untersuchung eignen sich von den Kopforganen nur die Augen. Der Vergleich mit dem Normal-

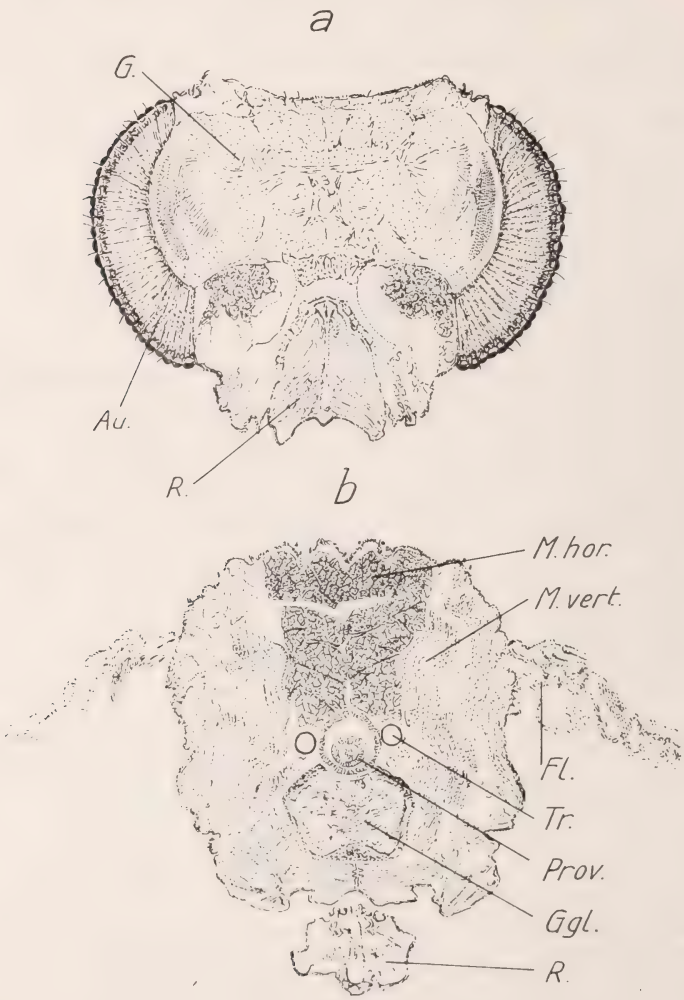


Abb. 2.

a) und *b*) Querschnitte durch Kopf und Thorax einer normalen Imago. *Au.* = Auge; *Fl.* = Flügel; *G.* = Gehirn; *Ggl.* = Thorakalganglion; *M.hor.* und *M.vert.* = horizontale und vertikale Thoraxmuskulatur; *Prov.* = Proventrikel; *R.* = Rüssel; *Tr.* = Tracheenstamm. Vergr. 85 ×.

zustand (Tab. I *a*, *b*) zeigt, dass das *crc*-Auge nicht nur als ganzes bedeutend kleiner ist als das normale Auge, sondern auch aus abnorm kleinen Ommatidien aufgebaut ist und ausserdem weniger Facetten enthält.

TABELLE I.

Reduktion der Augen bei crc-*Puppen und bei Phänokopien.*

	Relative Augenlänge	Relative Länge der Ommatidien	Relativer Facettendurchmesser	Relative Facettenzahl
a) Normale Fliegen	1	1	1	1
b) *crc*-Puppen	0,62	0,46	0,73	0,72
c) Phänokopien	0,65	0,50	0,71	0,85

Der Letalfaktor ruft also nicht eine streng lokalisierte einfache Schädigung hervor, sondern ein recht kompliziertes Schädigungsmuster. Dieses besteht vor allem in der Unterdrückung der Kopfbildung, in der abnormen Lagerung der Kopforgane, mit Deformation und Reduktion einhergehend, in der abnormen Gestalt und häufig im frühzeitigen Entwicklungsstillstand des Abdomens. Als weitere Merkmale sind zu nennen: Verkürzung der Flügel, Beine und Scutellarborsten und Reduktion der Thoraxmuskulatur (vergl. Abb. 2 *b* und 3 *a*).

Neben den beschriebenen typischen *crc*-Puppen treten in den Zuchten in beträchtlicher Anzahl auch letale Puppen auf, die einen kleinen äusseren Kopf besitzen. Solche *crc*-Puppen mit Kopf sind als schwächere Expressivitätsgrade der Mutante zu bezeichnen.

Es war nun zu prüfen, ob durch äussere Eingriffe Modifikationen hervorgerufen werden können, die dem Phänotypus von *crc* ganz oder teilweise entsprechen, also Phänokopien des Letalfaktors. Die Anwendung von Temperaturschocks im Puppenstadium erwies sich als brauchbare Methode.

In Vorversuchen habe ich zunächst die Phase ermittelt, während der eine Einwirkung Erfolg hat, und die geeigneten Versuchstemperaturen festgestellt. Dann wurden folgende Verfahren angewandt (Tab. II): Normale Vorpuppen (zur Hauptsache aus einem Wildstamm „Zürich") wurden *a*) 3 Stunden lang, näm-

lich während der 9., 10. und 11. Stunde nach der Puparisierung, mit —3° Kälte behandelt, oder *b*) 40 Minuten lang, und zwar während der 10. Stunde nach Puparisierung, mit 40° Wärme. Sowohl durch Kälte, als durch Hitzeeinwirkung kamen

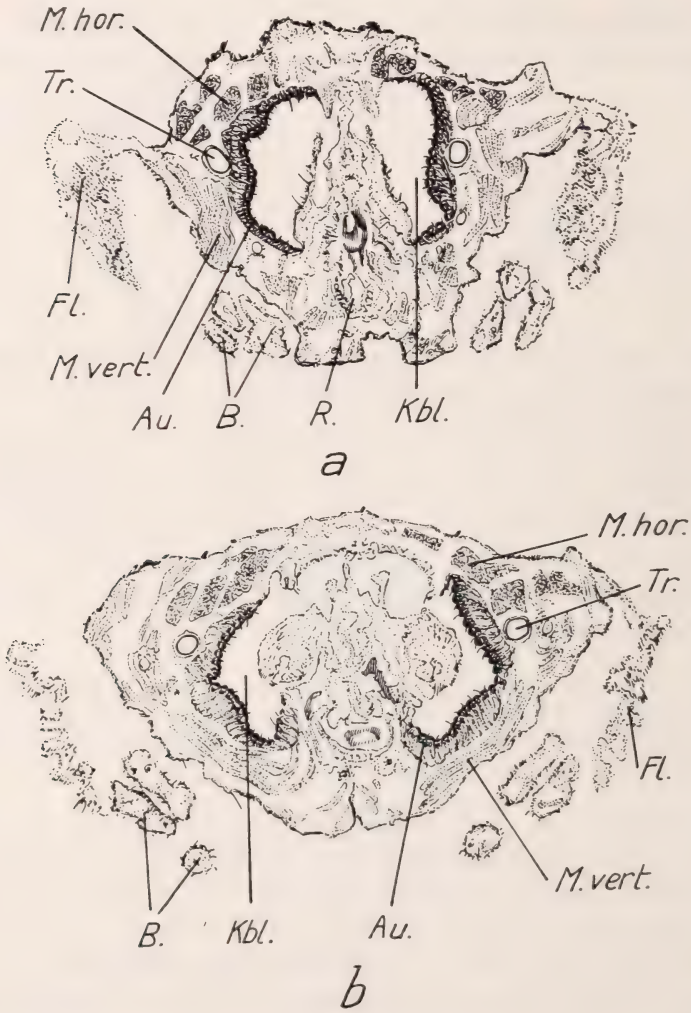


Abb. 3.

a) Querschnitt durch den Thorax einer letalen *crc*-Puppe (Puparium entfernt, Puppencuticula nicht gez.); *b*) entsprechender Schnitt durch Phänokopie. *B.* = Beine; *Kbl.* = Lumen der Kopfblase; übrige Bezeichnungen wie in Abb. 2. Vergr. 85 ×.

Tabelle II.

Behandlung normaler Vorpuppen mit Hitze- und Kälteschocks zur Erzeugung von Phänokopien. Zuchttemperatur 25 ± 1°.

Behandlung	Anzahl Überlebende	Phänotypus		
		typische *crc*-Puppen	*crc*-Puppen mit Kopf	normale Fliegen
a) —3° 3 Std. . . .	230	5,6%	55,6%	38,8%
b) 40° 40 Min. . .	116	42,2%	16,4%	41,4%

Phänokopien zustande. Der Erfolg war allerdings nicht 100%ig. Neben Phänokopien typischer *crc*-Puppen traten auch solche schwacher Expressivitätsgrade (mit Kopf) und normale Fliegen auf (Tab. II). Die Wirkung des Wärmeschocks war bedeutend stärker als die des Kälteschocks, damit ging eine erhöhte Sterblichkeit der wärmebehandelten Vorpuppen parallel.

Die sensible Periode für das Auftreten der Phänokopie ist relativ stark beschränkt. Sie beginnt ca. mit der 6. Stunde und endigt mit der 11. Stunde nach Eintreten der Puparisierung.

Das Auffällige an diesen Temperaturmodifikationen ist die Tatsache, dass sie von der *crc*-Mutante nicht zu unterscheiden sind. Die Übereinstimmung erstreckt sich auf alle Einzelheiten der Gestalt und Grösse (vergl. Abb. 3 *a*, *b*; Tab. I *b*, *c*). Es handelt sich also um vollständige Phänokopien des ganzen letalen Schädigungsmusters.

3. Bedeutung der Phänokopie.

Aus dem Phänokopie-Experiment ergeben sich die folgenden Fragen: Wie ist der Prozess der Phänokopierung zu erklären, und welche Aufschlüsse lassen sich aus solchen Phänokopie-Versuchen gewinnen ? Wenn durch einen in bestimmter Weise applizierten Ausseneinfluss und durch einen bestimmten mutierten Erbfaktor identische Phänotypen hervorgerufen werden können, dann ist die Annahme naheliegend, dass dabei die gleichen entwicklungsphysiologischen Vorgänge durch Gen und Aussenfaktor in gleicher Weise beeinflusst worden sind. Dieser Schluss ist aber nur dann

zulässig, wenn der Nachweis gelingt, dass die Entwicklung des modifizierten mit der des mutierten Individuums vollständig übereinstimmt. Voraussetzung dafür ist, dass das zeitliche Ansetzen des Aussenreizes nicht erst nach der phänokritischen Phase der Mutante erfolgt. HENKE, v. FINCK und MA [1] weisen darauf hin, dass diese Voraussetzung durchaus nicht immer zutrifft, und unterscheiden deshalb zwischen echten Phänokopien, deren Entwicklungsgang mit dem der kopierten Mutante übereinstimmt, und unechten Phänokopien, deren Entwicklungsgang von demjenigen der Mutante abweicht. Die Möglichkeit, dass verschiedene Einwirkungen zum gleichen äusseren Erscheinungsbild führen können, ist wohl aus der Tatsache zu erklären, dass ein einzelnes Merkmal des normalen Phänotypus durch das komplizierte Zusammenwirken einer Mehrzahl erb- und umweltbedingter Faktoren zustande kommt und dass die Reaktionskette, die zur Merkmalsbildung führt, an verschiedenen Stellen mit gleichem Erfolg unterbrochen oder beeinflusst werden kann.

Zur Beurteilung der Phänokopie des Letalfaktors *crc* ist es zunächst nötig, den Entwicklungsgang der Mutante einerseits und der Phänokopie anderseits mit der Normalentwicklung zu vergleichen. Die normale Imaginalentwicklung lässt aus den in der verpuppungsreifen Larve grösstenteils schon sichtbaren Imaginalanlagen innerhalb des Pupariums im Laufe von vier Tagen die Imago entstehen. Zwischen der Puparium bildung und der durch die Puppenhäutung gekennzeichneten Verpuppung ist bei den Dipteren ein besonderes Stadium eingeschaltet, das sogenannte Vorpuppenstadium. Während der Vorpuppenzeit wachsen die Imaginalanlagen rapid heran und bilden, indem sie miteinander verschmelzen, die Grundgestalt des Fliegenkörpers. Dabei entwickeln sich die Kopfanlagen im Innern des Thorax, wo sie sich zu der in der Vorderwand des Thorax mündenden Kopfblase vereinigen. Diese Kopfblase wird im Moment der Verpuppung durch Kontraktionen des Körpers ausgestülpt, sodass nun die innere Wandung der Blase die Oberfläche des Kopfes darstellt. Die Ausstülpung nimmt nur kurze Zeit, etwa 15 Minuten, in Anspruch.

Die Entwicklung der *crc*-Letalen unterscheidet sich bis ins späte Vorpuppenstadium nicht von der Normalentwicklung. Die erste Abweichung zeigt sich bei der Verpuppung: Die Letalen können die Ausstülpung des Kopfes nicht durchführen. Der Letalfaktor wirkt zunächst als Hemmungsfaktor, der einen zur Kopfausstülpung führenden Vorgang unterdrückt.

---

[1] Zeitschr. ind. Abst. Vererbl. 79, 1941.

Was zeigt der Vergleich der Phänokopie mit der Mutante? ROBERTSON [1] hat festgestellt, dass bei der normalen Verpuppung die Ausstülpung der Kopfblase 11½ Stunden nach der Puparisierung stattfindet (bei einer Zuchttemperatur von 25°). Dies ist aber auch die Zeit, wo durch Temperaturschocks *crc*-Phänokopien ausgelöst werden können. Die sensible Periode der Phänokopie schliesst somit mit dem Zeitpunkt der Kopfausstülpung ab. Bei der Auslösung der Phänokopie wirkt der Temperaturschock offenbar als ein Hemmungsfaktor, der die Kopfausstülpung unterdrückt. Ob aber der Temperaturschock primär am gleichen physiologischen Prozess angreift wie der Letalfaktor, kann nicht festgestellt werden. Die Annahme scheint mir jedoch aus folgendem Grunde wahrscheinlich: durch den Temperaturschock wird regelmässig das ganze *crc*-Muster ausgelöst. Dies wäre wahrscheinlich dann nicht der Fall, wenn man die Kopfausstülpung rein mechanisch verhindern würde, insbesondere wäre dann die an Mutante und Phänokopie gleicherweise beobachtete teilweise Entwicklungshemmung des Abdomens unverständlich. Die Annahme scheint also berechtigt, dass es sich bei unserer Temperaturmodifikation um eine echte Phänokopie im Sinne von HENKE, v. FINCK und MA handelt.

Im weiteren stellt sich die Frage: gibt es bei der *crc*-Mutante eine primäre, d. h. übergeordnete Hemmung, von der aus dann die Genese des ganzen pleiotropen *crc*-Musters sekundär abzuleiten wäre? Die Phänokopie liefert einen Anhaltspunkt zur Beurteilung dieser Frage, indem wir feststellen, dass beim Phänokopie-Versuch durch eine entsprechende primäre Hemmung das gleiche Wirkungsmuster eindeutig sekundär hervorgerufen wird. Wenn nämlich die einzelnen *crc*-Phäne durch den kurzen und einmaligen Temperaturschock direkt und unabhängig voneinander erzeugt würden, dann müssten sie auch unabhängig voneinander — einzeln oder in zufallsmässiger Kombination — auftreten, und nicht mit völliger Regelmässigkeit gemeinsam als *crc*-Muster. Das Verhalten der Phänokopie lässt deshalb darauf schliessen, dass die pleiotropen Effekte des *crc*-Faktors indirekt als Folge einer übergeordneten primären Hemmungsreaktion ausgelöst werden.

Abschliessend kann zu den Phänokopie-Versuchen folgendes

---

[1] J. of Morphol. 59, 1936.

festgestellt werden: Über die zellphysiologischen Grundlagen der Hemmungsreaktion wird sich anhand derartiger Experimente nichts aussagen lassen, weil bei der Phänokopie die Art des Reizes weitgehend unspezifisch ist. Die allgemeine Bedeutung der Phänokopie-Versuche liegt vielmehr in der Möglichkeit, den Zeitpunkt der primären Auswirkung bestimmter Gene festzustellen, und ausserdem die Frage nach primärer oder sekundärer Pleiotropie anzugehen.

N° 20. **E. Heitz**, Basel. — Kleinere Beiträge zur Zellenlehre: II. und III. Über die Riesenkerne der Schnecken und Asseln. Der Bau des Spermienkopfes von *Goniodiscus rotundatus*.[1] Mit 5 Textabbildungen.

A. Über die Riesenkerne der Schnecken und Asseln.

Während das Vorkommen von auffallend grossen, chromatinreichen Kernen bei Vertretern verschiedener Stämme des Tierreichs schon sehr lange bekannt ist (Literatur siehe unten), gelang die Aufklärung ihres Wesens erst in neuerer Zeit. 1926 und 1929 zeigte Frolowa, dass in den Tracheen und Rektaldrüsen der Dipteren gesetzmässig tetraploide, oktoploide und höherploide Kerne vorhanden sind. 1933 wiesen Heitz und Bauer sowie Painter ebenfalls bei Dipteren nach, dass die grossen Kerne der Speicheldrüsen riesenhaft vergrösserte Chromosomen enthalten. Diese kommen dadurch zustande, dass sich die entspiralisierten Chromosomen ohne auseinanderzurücken vielfach teilen (Bridges 1935, Koltzoff 1934, endgültiger Nachweis Bauer 1935 und 1936). 1937 stellte Geitler fest, dass bei den Wanzen die Riesenkerne hochpolyploid sind. Wie bei den Dipteren teilen sich, die hier aber kaum entspiralisierten Chromosomen innerhalb des Kerns — „endomito-

---

[1] Ausgeführt mit Unterstützung der Freien Akademischen Stiftung, Basel. Aus der Botanischen Anstalt der Universität Basel.

tisch" — und füllen dann in grosser Zahl gleichmässig verteilt den Kernraum aus. Dasselbe gilt für die Riesenkerne bei Käfern und Schmetterlingen (Geitler 1940), wenn hier auch Endomitosen noch nicht direkt nachgewiesen werden konnten. Ebenso sind wenigstens hochpolyploide Kerne bei einem Säugetier (Megakaryozyten der Maus) nachgewiesen (Ries 1939).

Angaben über besonders grosse Kerne bei Schnecken, und zwar in den Ganglien, finden sich bei de Nabias (1894) und Legendre (1908/09). Es werden Kerndurchmesser von 100—140 μ je nach Art und Ganglion angegeben und sogar solche von über 300 μ (*Doris* und *Aplysia*). Den eigenen Untersuchungen, die ohne Kenntnis dieser in der Literatur enthaltenen Angaben unternommen wurden, seien einige technische Angaben vorausgeschickt (vgl. auch Heitz 1936). Der abgeschnittene Kopf wird 10 Minuten oder auch stundenlang in Alkohol-Eisessig 3 : 1 fixiert, dann 7 Minuten bei 60° in *n*-HCl hydrolysiert und nach 30 Minuten oder stundenlangem Liegen in fuchsinschwefliger Säure in 45%-iger Essigsäure kurz abgespült. Die Ganglien lassen sich dann auch bei kleinen Formen leicht unter der Lupe isolieren. Man stellt Quetschpräparate in 45%-iger Essigsäure her, die nach Abheben des Deckglases, Abspülen mit Alkoholeisessig, dann Alkohol 95%, Einbetten in Euparal ohne weiteres in Dauerpräparate umgewandelt werden können.

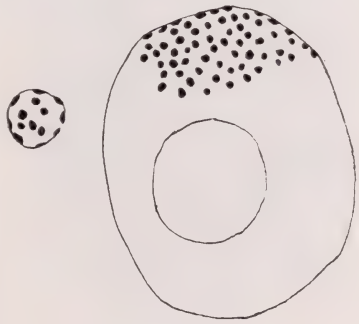


Abb. 1.

Vertreter von 15 Gattungen wurden untersucht: Prosobranchier: *Cochlostoma*, *Viviparus*, *Lartetia*. Pulmonaten: *Limax*, *Vitrina*, *Oxychilus*, *Goniodiscus*, *Fruticiola*, *Arianta*, *Isognomostoma*, *Cepaea*, *Clausilia*, *Succinea*, *Limnaea*, *Planorbis*.

Alle untersuchten Pulmonaten enthalten in den Ganglien recht grosse Kerne mit einem Durchmesser von 30 bis über 200 μ, gegenüber 4—8 μ bei gewöhnlichen Kernen. Auch im einzelnen Ganglion sind die Kerne recht verschieden gross, wie schon von früheren Autoren festgestellt worden ist. Manchmal sind nur einige wenige

Kerne besonders gross. In diesem Falle lässt sich — an nicht gequetschten Totalpräparaten — besonders deutlich erkennen, dass die grosskernigen Zellen nicht zufallsmässig verteilt sind, sondern in bestimmten Bezirken in den beiden Ganglienhälften entsprechend liegen. Recht grosse Kerne kommen auch in anderen Organen vor, z. B. in einer Anhangsdrüse des Genitalapparates von *Vitrina diaphana* (Abb. 1, links gewöhnlicher Kern). Die Tatsache, dass die Riesenkerne fast immer chromatinreich sind und Chromatin-

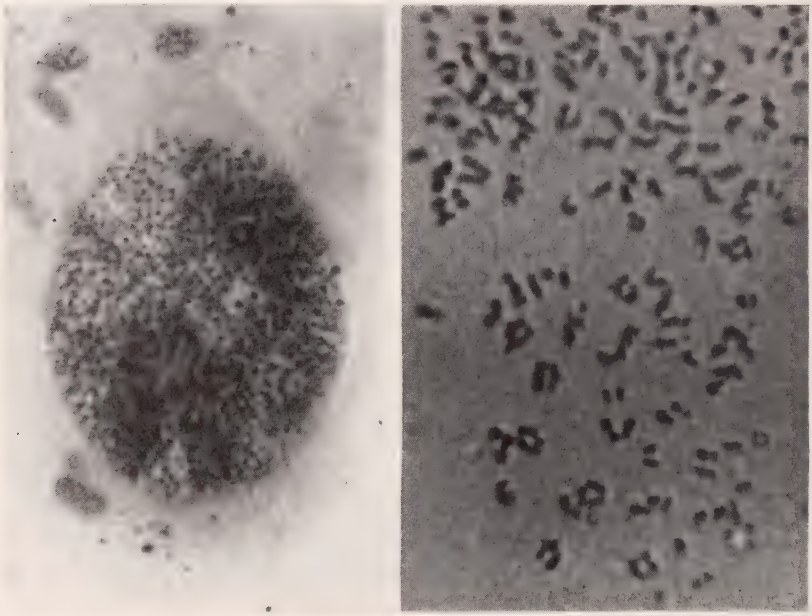


Abb. 2.

körner von derselben Grösse aber bedeutend höherer Zahl wie gewöhnliche Kerne besitzen (Abb. 1 und 2, *Limax*), legte die Vermutung nahe, dass sie wie bei den Heteropteren hochpolyploid sind und durch Endomitose zustande kommen. Dafür sprach ferner, dass auch in ganz jungen Tieren, in welchen die betreffenden Kerne noch bedeutend kleiner sind, nie Mitosen oder Kernverschmelzungen gefunden wurden. Bei *Goniodiscus rotundatus*, sowie einer *Oxychilus* und *Limax*-Art gelang der Nachweis endomitotischer Stadien

(Abb. 2 rechts, *Limax*) in ganz jungen Tieren und zwar am besten an mehr oder weniger stark gequetschten Kernen.

Keine Riesenkerne fanden sich bei den drei genannten Vertretern der Prosobranchier, die sich also entsprechend verhalten wie die Muscheln nach Erhard (1910). Dessen Angabe kann ich für *Pisidium* bestätigen. Dieses unterschiedliche Verhalten ist von Interesse in Zusammenhang mit den experimentellen Ergebnissen, die neuerdings van Thiel [1] (1942) am Viszeralganglion von *Helix* erhalten hat. Nach van Thiel reguliert dieses Ganglion die Herztätigkeit (in erster Linie im hemmenden Sinne). Es liegt also wie

Abb. 3.

bei anderen Organen mit Riesenkernen auch hier ein solches mit intensiver Stoffproduktion (in diesem Fall Aktionssubstanzen) vor. Es wäre von Interesse zu erfahren, ob bei Schneckenganglien mit gewöhnlichen Kernen (Prosobranchier) eine solche Funktion fehlt.

Das Vorhandensein von Endomitosen in den Ganglienkernen der Schnecken veranlasste mich, auch die Riesenkerne der Asseln genauer zu untersuchen. Sie sind schon vor vielen Jahren von Gilson (1885) und später von Ide (1891) und Kimus (1898) in verschiedenen Organen dieser Tiere beschrieben worden. Sehr schöne Totalpräparate erhält man bei Verwendung der oben genannten

[1] Den Hinweis auf diese Arbeit verdanke ich Herrn Dr. Mislin, Basel.

Technik (Fixierung des Abdomens, Präparation nach Ausführung der Nuklealreaktion) von den Kiemenlamellen der Abdominalfüsse. Hier findet man drei Kerntypen. Im Epithel feingekörnelte Kerne von gewöhnlicher Grösse (Abb. 3 rechts oben), dann die oft etwas lappigen Riesenkerne, in welchen an nicht zu dichten Stellen manchmal endomitotisch geteilte Chromosomen zu erkennen sind (in der Abbildung nur unten rechts eingezeichnet) und drittens Kerne, die offenbar im Wachstum stehen geblieben sind, oft aber deutlich endomitotisch geteilte Chromosomen erkennen lassen (drei Kerne rechts neben dem Riesenkern). In den kleinsten derselben konnte ich verschiedentlich etwa 16 Chromosomen zählen. Das fällt in die Nähe der von Dvorak (1935) festgestellten Chromosomenzahl, 17 beim Männchen, 18 beim Weibchen. Bei grösseren Kernen, die offenbar schon polyploid sind (Abb. 3 rechts unten) sind bedeutend mehr vorhanden. In jungen Tieren sind wie bei den Schnecken die Riesenkerne noch kleiner (etwa 24 μ breit gegenüber 70 μ). Weder Mitosen noch Kernverschmelzungen wurden gefunden.

Die Untersuchungen an den Riesenkernen der Schnecken und Asseln werden fortgesetzt. Insbesondere verlangt der Kernbau bei *Oniscus asellus* Aufklärung.

B. Der Bau des Spermienkopfes von *Goniodiscus rotundatus*.

Nach den Untersuchungen von Retzius (1902 und 1906) sowie Koltzoff (1909) kommen in den verschiedensten Tiergruppen Spermienköpfe vor, um welche eine einfache oder doppelte, nicht chromatische Spirale gelegt ist, so auch bei verschiedenen Schnekken. Seltener ist auch der chromatische Kopf selbst schwach spiralig gedreht. Koltzoff hat diese Drehung als durch die Skelettspirale bedingt angesehen.

Bei der Präparation von *Goniodiscus rotundatus* (s. oben) fand ich an den Spermien eine sehr ausgesprochene doppelte Kopfspirale mit vier Windungen. Die beiden Spiralen laufen eng nebeneinander. Der von den Spiralen umwundene Raum ist bei Lebendbeobachtung vollkommen leer (Abb. 4 und 5 Mitte). Vergleicht man diesen Spermienkopf von *Goniodiscus* mit demjenigen von *Viviparus viviparus* (in Abb. 5 beide nach lebenden Spermien mit dem

Zeichenapparat gezeichnet)[1], so scheint die Homologie ohne weiteres klar. Demnach läge bei *Goniodiscus* eine doppelte Chromatinspirale im Spermienkopf vor. Für die Richtigkeit dieser Auffassung spricht ein Vergleich der Grösse der Spiralen mit den Chromosomenzahlen bei den beiden Arten. *Viviparus* hat, wie ich, in Bestätigung früherer Angaben, feststellen konnte, haploid

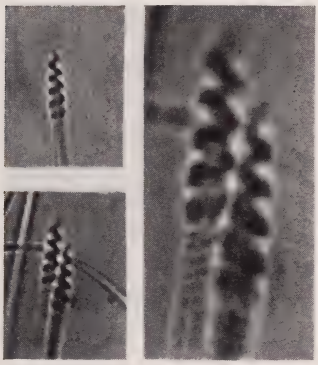


Abb. 4.

Abb. 5.

7 Chromosomen. Demgegenüber finden sich bei *Goniodiscus rotundatus* haploid 23—25, etwas kleinere Chromosomen. Ich wüsste nicht wo anders man sich die immerhin doppelte Chromatinmasse eingelagert denken kann, als in der Doppelspirale, zumal am Kopf keine irgendwie geartete Bildung zu erkennen ist. Entscheidend war die Anwendung der Nuklealreaktion. Sie fällt in beiden Spermienköpfen im ganzen Verlauf der Spiralen positiv aus. (Es sei ausdrücklich hervorgehoben, dass fuchsinschweflige Säure alleine keine Färbung ergibt.) Zwar werden bei beiden Arten durch die Hydrolyse (die naturgetreue Fixierung gelingt ohne weiteres) die Spiralen, besonders bei *Viviparus*, im unteren Teil in ihrer natürlichen Form verändert (bei *Viviparus* stark verbreitert). Von den *Goniodiscus*-

[1] Eine vollkommen entsprechende Abbildung des Spermienkopfs von *Viviparus* findet sich schon bei Meves 1901, während sie Koltzoff auch da, wo keine künstliche Quellung vorgenommen ist, die Spirale im Verhältnis zur Länge zu dick wiedergibt.

Spermien wurden fast unveränderte Spiralen mit ausschliesslich positiver Reaktion der erkennbaren Doppelspiralen erhalten. Es erübrigt sich, an dieser Stelle auf die wichtigen Mitteilungen von STEDMAN und STEDMAN, in der die Richtigkeit der bisherigen Deutung der Nuklealreaktion angefochten wird, einzugehen, weil es sich in unserem Zusammenhang lediglich um den Nachweis von Chromatin im morphogenetischen Sinn handelt. In unserem Zusammenhang ist entscheidend, dass in den Köpfen der atypischen Spermien von *Viviparus* nur ein winziger an der Spitze gelegener Punkt, nämlich das eine Chromosom, rotviolette Färbung zeigt.

Auch bei *Planorbis* liegt (in Abweichung von der Abbildung die KOLTZOFF *(l. c.)* gibt), eine Doppelbildung vor (vgl. Abb. 5 rechts). Den Schlüssel zur Deutung der Chromatindoppelspirale geben vielleicht die Chromosomenzahlen. Es könnte sein (s. oben), dass in dem wohl polyploiden Satz von *Goniodiscus rotundatus* bei der Bildung des Spermienkopfes zwei haploide Sätze voneinander getrennt je eine Spirale bilden. Allerdings ist zu beachten, dass GERASSIMOVA (1933) bei *Crepis capillaris* (Composite) mit dem sicher einpaarischen Satz $n = 3$ eine ähnliche Doppelbildung bei den wurmförmigen Spermakernen beschreibt. Trotzdem scheint es mir notwendig, von diesem Gesichtspunkt aus Spermienköpfe und Chromosomenzahlen eingehender zu untersuchen.

LITERATUR

1935. BAUER, H. *Der Aufbau der Chromosomen aus den Speicheldrüsen von Chironomus thummi Kieffer.* Z. f. Zellforschg. 23.

1936. —— *Beiträge zur vergleichenden Morphologie der Speicheldrüsenchromosomen.* Zool. Jahrb., Abtlg. allg. Zool. Physiol. 56.

1935. BRIDGES, C. *Salivary Chromosome Maps.* J. Hered. 26.

1935. DVORAK, I. *Die Reifung der männlichen Geschlechtszellen und die cytoplasmatischen Komponenten der Spermatogenese bei Asellus aquaticus.* Fol. Morph. Warszawa, 5.

1910. ERHARD, H. *Studien über Nervenzellen.* I. *Allgemeine Grössenverhältnisse, Kern, Plasma, Glia.* Arch. f. Zellforschg. 4.

1926. FROLOWA, S. *Normale und polyploide Chromosomengarnituren bei einigen Drosophila-Arten.* Z. f. Zellforschg. u. mikr. Anat. 33.

1929. Frolowa, S. *Die Polyploidie einiger Gewebe bei Dipteren.* Ztschr. f. Zellforschg. u. mikr. Anatomie, Bd. 8.

1940. Geitler, L. *Neue Untersuchungen über Bau und Wachstum des Zellkerns in Geweben.* Die Natw. 28.

1937. —— *Die Analyse des Kernbaus und der Kernteilung der Wasserläufer Gerris lateralis und Gerris lacustris (Hemiptera heteroptera) und die Somadifferenzierung.* Z. f. Zellforschg. 26.

1933. Gerassimova, H. *Fertilization in Crepis capillaris.* La Cellule, 42.

1885. Gilson, G. *Etude comparée de la spermatogénèse chez les Arthropodes, I.* La Cellule, 1.

1936. Heitz, E. *Die Nucleal-Quetschmethode.* Ber. deutsch. Bot. Ges. 53.

1933. —— und Bauer, H. *Beweise für die Chromosomennatur der Kernschleifen in den Knäuelkernen von Bibio hortulanus L.* Z. f. Zellforschg. 17.

1891. Ide, M. *Glandes cutanées à canaux intracellulaires chez les Crustacés Edirophthalmes.* La Cellule, 7.

1898. Kimus, J. *Recherches sur les branchies des Crustacés.* La Cellule, 15.

1909. Koltzoff, N. *Studien über die Gestalt der Zelle, II.* Arch. f. Zellforschg. 2.

1934. —— *The structure of the chromosomes in the salivary glands of Drosophila.* Science, 2.

1908/09. Legendre, R. *Contribution à la connaissance de la cellule nerveuse: la cellule nerveuse de Helix pomatia.* Arch. d'Anatomie microscopique.

1901. Meves, Fr. *Struktur und Histogenese der Spermien.* Ergebn. Anat. u. Entwicklungsgesch. XI.

1894. de Nabias, B. *Recherches histologiques et organologiques sur les centres nerveux des Gastéropodes (Pulmonés).* Thèse de doctorat, Paris.

1902. Retzius, G. *Biologische Untersuchungen, X.* Stockholm (Jena).

1905. —— *Biologische Untersuchungen, XII.* Stockholm (Jena).

1943. Stedman and Stedman. *Chromosomine, a new chromosome component.* Nature, 152.

1942. van Thiel. *Die Regulation der Herztätigkeit bei Helix pomatia durch extrakardiale Nerven und das Zentralnervensystem.* Arch. Niesl. Physiol. 26.

N° 21. **R. Geigy** und **A. N. Aboim**[1], Zoologisches Institut der Universität Basel. — Gonadenentwicklung bei *Drosophila* nach frühembryonaler Ausschaltung der Geschlechtszellen. Mit 2 Textabbildungen.

Es ist dem einen von uns (Geigy 1931 [2]) gelungen, durch ultraviolette Bestrahlung des hintern Eipols von *Drosophila melanogaster* die Bildung der Urkeimzellen im Keimhautblastem-Stadium zu verhindern. Die in das geschädigte Polplasma einwandernden Furchungskerne degenerierten, worauf die Polzellenbildung in der Regel unterblieb. Der weitere Entwicklungsverlauf dieser keimzellenlosen Embryonen wurde damals nicht untersucht. Es wurde jedoch festgestellt, dass sich unter den Fliegen, die aus solchen bestrahlten Eiserien hervorgingen, immer ein bestimmter Prozentsatz befand, die wohl einen normalen sexuellen Habitus und ein ebensolches Verhalten zeigten, deren stark unterentwickelte Geschlechtsdrüsen jedoch bei sonst normaler Struktur keinerlei Keimzellen enthielten. Zur endgültigen Klärung der durch diesen Befund aufgeworfenen Fragen ist nun, wie hier übersichtsweise berichtet werden soll, die Ontogenese solcher keimzellenloser, oder wie wir sie nennen wollen, „agametischer" männlicher und weiblicher Gonaden vom Embryo bis hinauf in die Imago untersucht worden. Eine ausführliche Darstellung ist in Vorbereitung.

Es ist im wesentlichen dieselbe Bestrahlungs- und Fixierungstechnik angewendet worden, wie seinerzeit bei den Ausgangsversuchen, doch wurde mehr darauf geachtet, jedes Ei und jedes daraus hervorgehende Individuum in seinem Entwicklungsgang einzeln zu verfolgen. Es zeigte sich in den auf die Eibestrahlung folgenden Stunden, dass das degenerierende Polzellenmaterial entweder überhaupt nicht in die proktodäale Amnioneinstülpung gelangte, sondern unterwegs aus dem Keimverband ausgestossen wurde, oder aber erst wenn es in der Enddarmanlage angelangt war, einen sukzessiven Zerfall durchmachte, der mit vollständiger Auflösung endete. In gewissen Fällen war allerdings diese Auflösung noch

---

[1] Der zweite Autor ist Stipendiat des Instituto para a Alta Cultura (Portugal).

[2] 1931, Geigy, R. *Action de l'ultra-violet sur le pôle germinal dans l'œuf de Drosophila melanogaster.* Rev. suisse Zool., Bd. 38.

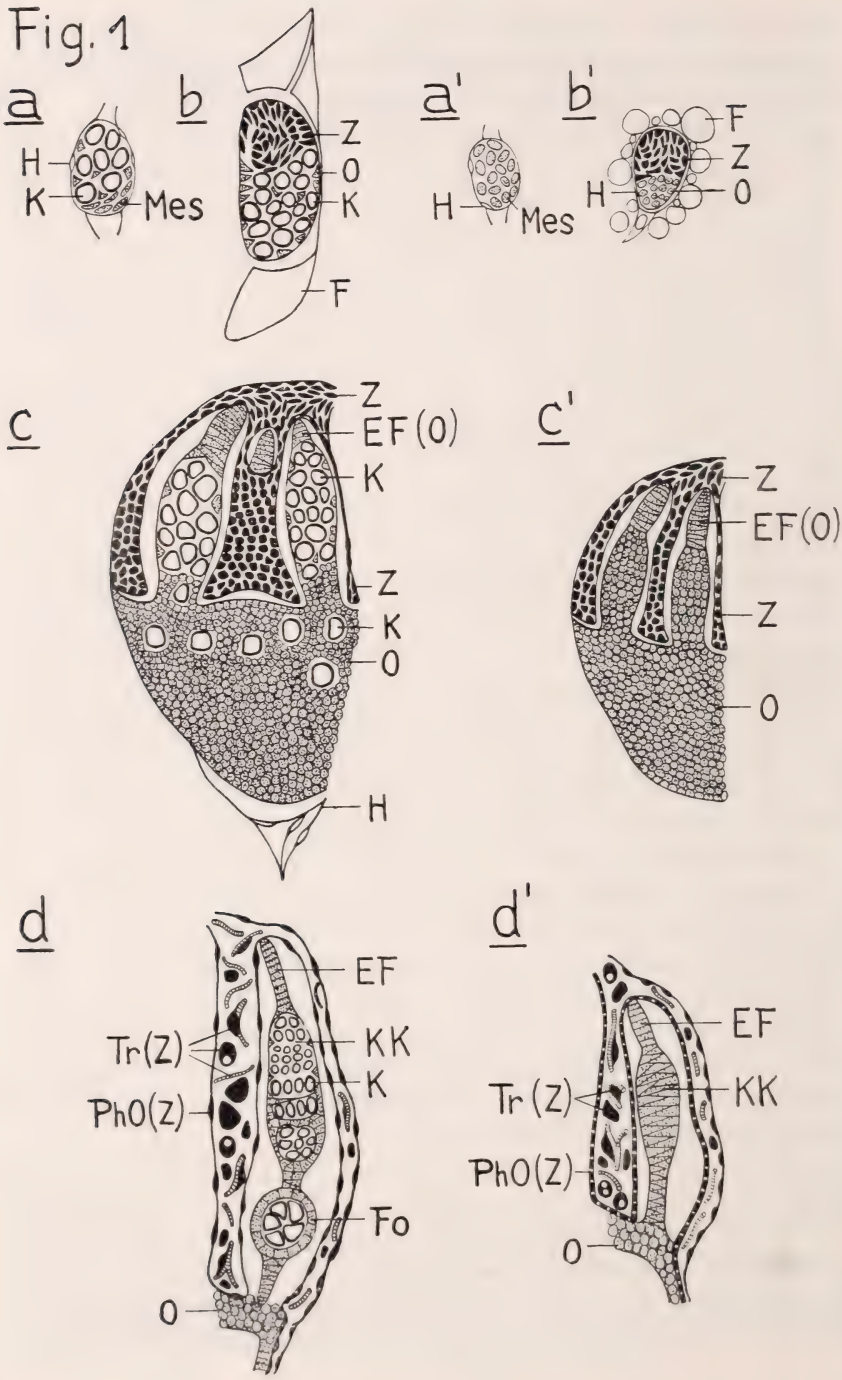
nicht beendigt zu dem Zeitpunkt, wo normalerweise die Polzellen durch die Lücken der proktodäalen Einstülpung in die Mesodermanlage zu passieren pflegen. Man konnte dann beobachten, dass auch das geschädigte Material ins Keiminnere durchtrat und erst dort zerfiel; dies ist aber ein Hinweis darauf, dass die Einwanderung der Urkeimzellen offenbar nicht auf aktive, etwa amöboide Bewegungen der Keimzellen zurückgeführt werden darf, sondern wohl passiv zustande kommt und wahrscheinlich mit dem zu diesem Zeitpunkt einsetzenden Kontraktionsvorgang des ganzen Keimstreifs in Verbindung gebracht werden muss. Als vierte Möglichkeit ist zu erwähnen, dass zuweilen nur ein Teil des Polplasmas von den ultravioletten Strahlen geschädigt wird, sodass der übrige Teil noch eine gewisse Zahl lebensfähige Keimzellen liefern kann. Wenn diese ins Keiminnere gelangen, so verteilen sie sich aus unbekannter Ursache jedoch nicht gleichmässig auf beide Gonadenanlagen, sondern gruppieren sich entweder im rechten oder im linken Mesodermstreifen. So entstehen die schon seinerzeit erwähnten „einseitigen Kastrate" (Geigy 1931, S. 240), die z. B. links eine normale, rechts eine agametische Gonade aufweisen. Da die Unterscheidung der Geschlechter bei den agametischen Gonaden in jungen Stadien schwierig ist, bildeten die einseitigen Kastrate ein wertvolles Hilfsmittel, indem auf Grund des Befundes auf der normalen Seite das Geschlecht ohne weiteres festgestellt werden konnte. Auf die unilaterale Agametie soll hier nicht weiter eingegangen werden.

Was die Ontogenese der agametischen Gonaden ganz allgemein anbelangt, so konnte nun der Beweis für die schon seinerzeit geäusserte Vermutung erbracht werden, dass sich trotz Fehlen der Keimzellen im Mesoderm eine kleine Gonadenanlage bildet. Dieses rein mesodermale Zellhäufchen bringt im Laufe der weiteren Entwicklung sämtliche Bestandteile einer männlichen resp. weiblichen Gonade hervor mit Ausnahme der Geschlechtszellen. In den Figuren 1 und 2 ist dieser Vorgang schematisch dargestellt und soll nun im einzelnen kommentiert werden.

Fig. 1 a und a':

Die eben konstituierte Gonadenanlage des Embryos ist sowohl im Normalfall (*a*) als auch in demjenigen der Agametie (*a'*) sexuell undifferenziert, d. h. bei beiden Geschlechtern identisch. Die agametische Gonade setzt sich, im Gegensatz zur normalen, lediglich aus

Fig. 1


a
H
K
Mes
b
Z
O
K
F
a'
H
Mes
b'
F
Z
H
O
c
Z
EF (O)
K
Z
K
O
H
c'
Z
EF(O)
Z
O
d
EF
Tr(Z)
KK
K
PhO(Z)
Fo
O
d'
EF
Tr (Z)
KK
PhO(Z)
O

einer dünnen Kapsel von Hüllzellen (H) zusammen, in welcher indifferente mesodermale Elemente (Mes) eingeschlossen sind; Keimzellen (K) fehlen vollkommen. Die normale Gonade ist etwa um ein Drittel grösser als die agametische (mittlere Länge der normalen Gonade = ca. 30 μ).

A. Die weibliche Gonade.

Fig. 1 b und b': dreitägige Larve.

Das umgebende Mesoderm und die Hüllzellen sind zu Fettgewebe (F) geworden. Das eingeschlossene Mesoderm hat sich gegliedert in den cephal gelagerten Komplex der sog. Zwischenzellen (Z = schwarz) und in die caudalen Ovariolenzellen (O = grau). Da im Normalfall (*b*) zwischen den Ovariolenzellen die Keimzellen liegen, die sich seit der Embryonalzeit vermehrt haben (Mitosen !), ist die Gonade entsprechend voluminöser als die agametische (*b'*). In der Larvenperiode treten nun keine namhaften Änderungen mehr ein, indem sich die Differenzierung, auch der agametischen weiblichen Gonade, hauptsächlich während der Puppenruhe vollzieht.

Fig. 1 c und c': eintägige Puppe.

Das Ovariolengewebe (O) erfüllt den ganzen caudalen Abschnitt der Gonade und hat in cephaler Richtung Eiröhrenanlagen in das Zwischengewebe (Z) vorgetrieben. An den Spitzen der Ovariolen ist bereits der Endfaden (EF(O)) in Ausbildung. Das cephale Zwischengewebe beginnt die Gonadenoberfläche zu überwuchern und drängt sich in die Lücken der einzelnen Ovariolen; vielleicht übernimmt es dabei eine formative Rolle. Im Normalfall (*c*) ist der Verlauf derselbe, nur dass sowohl im caudalen Zwischengewebe, als vor allem auch in den Anschwellungen der Ovariolen, den künftigen Keimkammern, Ansammlungen von Keimzellen (K) zu finden sind, die in ihrer Gesamtheit das grössere Volumen des normalen Organs ausmachen.

Fig. 1 d und d': dreitägige Puppenovariole.

An der agametischen Ovariole (*d'*) tritt nun an der Stelle, wo sich die Keimkammer bilden sollte, eine leichte Anschwellung (KK) in Erscheinung; später entsteht dort in gewissen Fällen sogar durch

Dehiszenz der verzahnten Zellen ein schwaches Lumen, d. h. die Andeutung einer leeren Keimkammer (s. GEIGY 1931, Pl. 13 *c*). Das Zwischengewebe hat sich gesondert in ein gedrängtes Epithel, welches den Ovariolenraum und die Aussenfläche des Ovars umschliesst und das wir als die Peritonealhülle der Ovariolen (PhO(Z)) bezeichnen. Zwischen diesen Peritonealblättern differenziert sich das Gewirr der Tracheenästchen und Tracheolen, welche die Eiröhren später versorgen. Es hat den Anschein, dass sich direkt an dem mesodermalen Zwischengewebe Tracheenmutterzellen (Tr(Z)) individualisieren, dass also das Tracheensystem der weiblichen Gonaden an Ort und Stelle ausgebildet wird und nicht, wie bisher angenommen, von aussen her einwächst. Diese internen Tracheen müssten dann in Verbindung treten mit gewissen in der umgebenden Leibeshöhle befindlichen Stämmen. Basal ist das Ovar nun mit dem aus der Imaginalscheibe einwachsenden paarigen Ovidukt verschmolzen. Für den Normalfall (*d*) ist nur beizufügen, dass sich dort aus der Keimkammer nun die einzelnen Eifollikel (FO) abzuspalten beginnen. In jedem Follikel befindet sich ein Ei mit einer Gruppe von Nähreiern.

B. Die männliche Gonade.

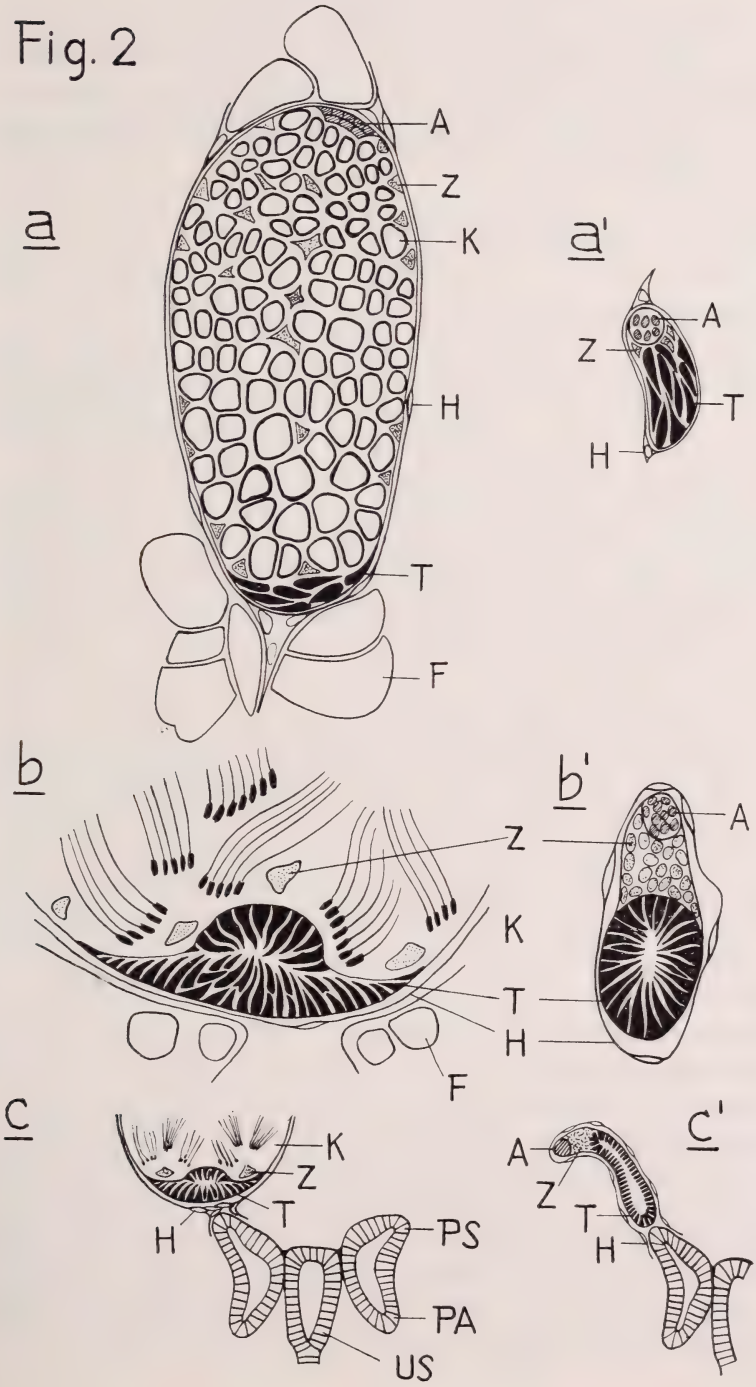
Die Entwicklung der männlichen Gonade verläuft, auch bei Agametie, schneller als diejenige der weiblichen. Das Vorauseilen dieses Organs wird also nicht allein von den rascher reifenden männlichen Keimzellen bestimmt, sondern ist unabhängig davon auch in einer beschleunigten Ausbildung der mesodermalen Bestandteile begründet.

Fig. 2 a und a': eintägige Larve.

Aus analogen indifferenten mesodermalen Elementen, wie bei der weiblichen Gonade (Fig. 1 *a* und *a*'), sind im agametischen Hoden (*a*') drei Zellgruppen entstanden, die in der Folgezeit immer deutlicher unterscheidbar werden: Cephal das Grüpplein der kleinen Apikalzellen (A), caudal die flachen Terminalzellen (T)[1] und dazwischen einige wenige Elemente, die wir als Zwischenzellen (Z) bezeichnen. Die junge

[1] Diese Bezeichnung ist von C. STERN (1941, J. exp. Zool., Bd. 87) übernommen und ist synonym mit den „cellules des canaux" von GEIGY (1931) und den „Calottenzellen" von GLOOR (1943, Rev. suisse Zool., Bd. 50).

Fig. 2



Hodenanlage ist umgeben von einer flachzelligen Hüllschicht (H). Dieselben Elemente finden sich im Normalhoden (*a*), der allerdings ausserdem bereits von einer beträchtlichen Menge von Keimzellen (K), d. h. von Spermatogonien und Spermatocyten I erfüllt ist.

Fig. 2 b und b′: halbtägige Puppe.

Während sich der Normalhoden (*b*) bereits zu einem weiten halbmondförmig gekrümmten Schlauch gedehnt hat, in dem alle Stadien der Spermatogenese vertreten sind, ist der agametische Hoden (*b′*) noch winzig klein. Die mesodermalen Komponenten, welche diesen kurzen, leicht gekrümmten Schlauch aufbauen, sind jedoch ebensoweit ausgebildet wie im Normalhoden. Die Apikalzellen sind praktisch unverändert, die Zwischenzellen haben sich vermehrt und nehmen jetzt die ganze zentrale Partie ein, während die Terminalzellen eine sich höhlende Anlage gebildet haben. Die Hüllschicht ist entsprechend dem bescheidenen Volumen des Organs weniger gedehnt und steht flächenmässig weit hinter der normalen Hodenhülle zurück.

Fig. 2 c und c′: anderthalbtägige Puppe.

Die Imaginalanlage der Geschlechtsausführgänge tritt in Kontakt mit der Basis des linken und rechten Hodenschlauchs. Man kann bereits den unpaaren und die paarigen Samenleiter (US und PS), sowie die Divertikel der Prostataanlagen (PA) unterscheiden. Die noch blind endende vorderste Spitze der paarigen Samenleiter fusioniert nun mit der vorhin erwähnten hohlen Terminalanlage, die somit den unteren Teil des Hodenschlauches bildet und in das obere Stück des paaren Vas deferens überleitet. Die Hüllschicht ihrerseits überwuchert die Samenleiter und liefert später den bekannten gelblichen Cuticularüberzug. Die Rolle der Apikal- und der Zwischenzellen ist noch nicht abgeklärt. Aus Analogie zu gewissen Beobachtungen von Aboim bei *Dacus oleae* (Olivenfliege) liesse sich vermuten, dass die Zwischenzellen aus den Apikalzellen hervorgehen und später die bekannten Nährzellen des Hodens liefern. Die Struktur des agametischen Hodens bei der Imago ist von Geigy (1931, Pl. 12) beschrieben worden und zeigt ausser einer häufig angetroffenen Hypertrophie der gelben Cuticula keine weiteren Besonderheiten.

Zusammenfassend lassen sich folgende besondere Resultate hervorheben und ergänzen:

1. Ein aktives Einwandern der Polzellen aus der Proktodäal-Anlage findet voraussichtlich nicht statt, indem auch in Zerfall befindliches, also sicher passives Keimmaterial ins Keiminnere gelangt. Die Einverleibung der Urkeimzellen im Normalfall ist vielleicht mit Kontraktionsvorgängen im Keimstreif in Verbindung zu bringen.

2. Der mesodermale Teil der männlichen und weiblichen Gonade entwickelt sich ohne Keimzellen in einer dem Normalfall durchaus entsprechenden Weise. Er folgt, unabhängig vom Keimmaterial, seinen eigenen Bildungspotenzen.

3. Im besonderen ist auch die Entstehung der Ovariolen von der Gegenwart der Keimzellen unabhängig. Allerdings bilden sich nach unseren Auszählungsresultaten im normalen Ovar mehr Ovariolen (16—21) als im agametischen (6—16), sodass die Vermutung naheliegt, dass von den vorhandenen Keimzellen doch eine gewisse Stimulation auf die Eiröhrenbildung ausgeübt wird (doppelte Sicherung ?). Damit wäre auch die schon von Geigy (1931, S. 240 ff.) erwähnte Beobachtung erklärt, wonach bei der unilateralen Agametie die einseitig ausgebildeten Gonaden bald eine unternormale, bald eine übernormale Zahl von Eiröhren aufweisen können. Man könnte diese Erscheinung dann so deuten, dass nach einseitiger Beschickung der mesodermalen Gonadenanlage mit einer mehr oder weniger grossen Zahl von Polzellen diese später auf die Ovariolenbildung einen entsprechenden mitbestimmenden Einfluss nehmen würden.

4. Das interne Tracheensystem des Ovars ist voraussichtlich mesodermalen Ursprungs und wird von Tracheenmutterzellen gebildet, die aus dem Zwischengewebe hervorgehen.

5. Der bekannte Umstand, dass die männliche Gonadenentwicklung der weiblichen vorauseilt, kommt auch in der agametischen Keimdrüse zum Ausdruck. Sie ist also nicht nur auf das raschere Heranreifen der männlichen Geschlechtsprodukte zurückzuführen, sondern ist unabhängig davon auch in den Bildungspotenzen der mesodermalen Komponenten vorgesehen.

N° 22. **E. Hadorn** und **H. Graber**, Zool. Institut der Universität Zürich. — Über einen *Drosophila*-Stamm mit veränderten Spermatheken [1]. Mit 2 Textabbildungen und 1 Tabelle.

Herrn Prof. Dr. F. Baltzer zum 60. Geburtstag gewidmet.

1. Die Formtypen und ihre Temperaturabhängigkeit.

Ein normales Weibchen von *Drosophila melanogaster* besitzt zur Aufnahme der Spermien drei Samentaschen: ein unpaares, ventral am Ovidukt ansetzendes Receptaculum und zwei seitliche Spermatheken, die getrennt voneinander durch je einen selbständigen Gang mit dem Ovidukt in Verbindung stehen (Abb. 1 *a*). Bei den Spermatheken bildet eine pilzhutförmige Kapsel den Samenbehälter.

Bei der Sektion von Weibchen des Genotypus *fes lt/fes lt* [2] fanden wir regelmässig Spermatheken, die sich nach Anzahl, Form, Grösse und Art der Ableitung von den Verhältnissen der Normalform unterscheiden. Im einzelnen wurden die folgenden Abweichungen festgestellt:

1. Es sind zwei normale Kapseln vorhanden; ihre Ausführgänge aber münden nicht getrennt in den Ovidukt, sondern sind über eine kürzere oder längere Strecke zu einem einheitlichen Gang vereint (Abb. 1 *b*).

2. Es ist nur ein Gang und eine Spermatheke von abnormer Grösse ausgebildet (Abb. 1 *c*).

3. Wir finden drei Spermatheken mit oviduktwärts vereinten Gängen (Abb. 1 *d*).

---

[1] Ausgeführt mit Unterstützung durch die Stiftung für wissenschaftliche Forschung an der Universität Zürich.

[2] „*fes*“ ist der Sterilitätsfaktor „*female sterile*“ (Locus 2; 5 ±); „*lt*“ = „*light*“ (Locus 2; 55,0 —) ist ein Gen, das helle Augen und schwach pigmentierte Malpighische Gefässe bedingt.

4. Es sind ebenfalls drei Zweige eines gemeinsam mündenden Ganges entwickelt, wobei aber einzelne Kapseln abnorm klein und missbildet sind oder auch ganz fehlen können (Abb. 2).

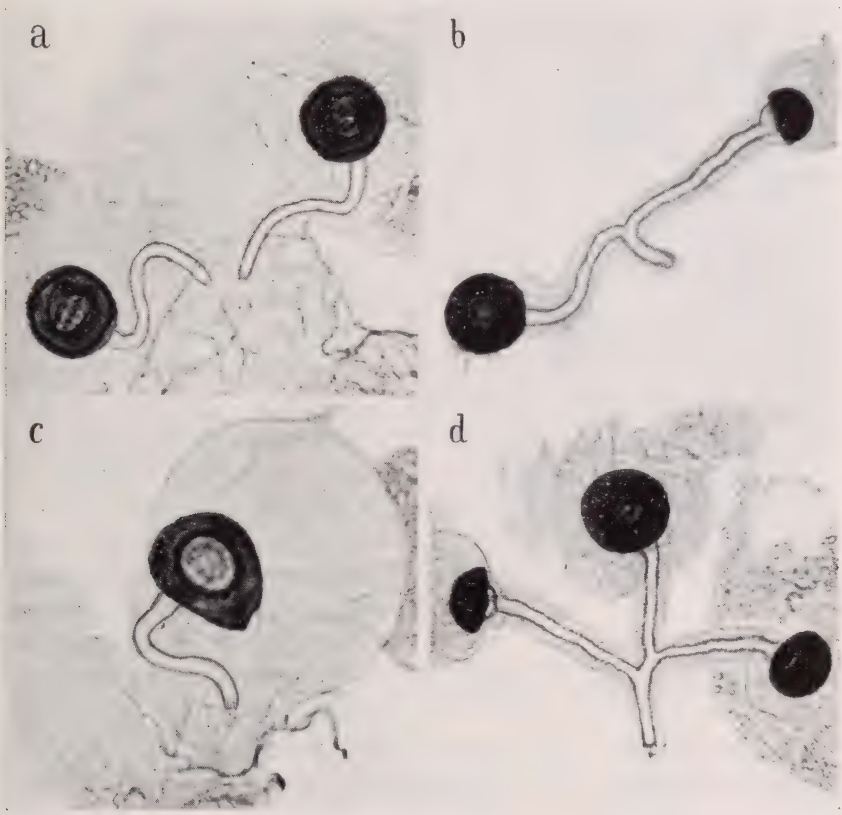


Abb. 1.

a) Normale Spermatheken der Wildrasse.
b—*c*) Formtypen bei der „*spt*"-Mutante.
Vergr. 160 ×.

5. Ein zweigeteilter Ausführgang trägt nur auf einem Zweig eine normale Kapsel: der andere Ast endigt ohne aufsitzendes Chitingebilde oder ist lediglich mit einem Kapselrudiment versehen.

Für unseren Genotypus[1] ist somit eine grosse Variabilität in der Spermatheken-Morphologie charakteristisch. Wir versuchten zunächst, durch Variieren der Zuchttemperatur die Manifestation der Spermatheken-Merkmale zu beeinflussen. Unter gleichen Futter- und Raumbedingungen wurden Geschwister-Larven bei 18°, 22°, 25° resp. 28° C. aufgezogen. Die Ergebnisse sind in Tabelle 1 zusammengefasst.

Abb. 2.
„Dreier" mit nur einer Normalkapsel und zwei Kapselrudimenten. Vergr. 230 ×.

Wir stellen fest, dass die einzelnen Formtypen — je nach der Zuchttemperatur — in charakteristisch verschiedener Häufigkeit auftreten. Unter hoher Temperatur entstehen vornehmlich „Zweier" mit vereinten Ausführgängen; „Einer" und „Dreier" finden sich selten. Einige wenige Weibchen zeigten Spermatheken des Normaltypus, d. h. mit getrennten Gängen. Bei 25° werden die „Zweier" seltener, an ihrer Stelle bilden sich nun „Einer" und normale „Dreier". Unter den tieferen Zuchttemperaturen (22° und 18°) treten in zunehmender Häufigkeit die „Dreier" und „Zweier" auf, bei denen einzelne Kapseln abortiv sind oder fehlen.

[1] Wir erhalten homozygote *fes lt/fes lt*-Tiere stets aus einem Zuchtstamm mit der balancierten Kombination *fes lt/Cy*.

Tabelle 1.

Die Temperaturvariabilität der Spermatheken-Morphologie bei der „spt"-Mutante.

t°								Σ
Kontrolle 18–28°	100	—	—	—	—	—	—	100
28°	4	19	23	2	2	—	—	50
25°	1	1	24	16	16	1	—	59
22°	1	—	5	11	12	10	3	42
18°	—	4	6	5	10	32	6	63

2. Genetische Grundlage.

Als Kontrollen dienten uns heterozygote *fes lt/Cy*-Geschwister. Wir zogen sie zusammen mit den *fes lt/fes lt*-Homozygoten in den gleichen Futterschalen auf. Ausnahmslos fanden wir hier zwei Spermatheken des Normaltypus mit getrennten Gängen. Dies gilt für den ganzen geprüften Temperaturbereich von 18°—28°.

Somit sind die festgestellten Veränderungen der Spermatheken aufzufassen als Auswirkung eines oder mehrerer rezessiver Faktoren des *fes lt*-Chromosoms, und wir haben zunächst zu untersuchen, ob die Spermatheka-Merkmale zustandekommen als pleiotrope Nebeneffekte der mutierten Gene *fes* resp. *lt*. Crossing-over-Versuche zeigen, dass weder das Gen *fes* noch das Gen *lt* die beobachteten Formtypen bedingen kann. Es gelang uns vielmehr, die Veränderungen auf einen neuen Erbfaktor zurückzuführen, der seine Wirksamkeit auch bei Abwesenheit von *fes* und *lt* entfaltet. Wir führen für diesen Mendelfaktor den Terminus „spermatheca" ein und ordnen ihm das Gensymbol „*spt*" zu.

Eine erste Bestimmung ergibt für „*spt*“ einen Locus, der im zweiten Chromosom einige Einheiten rechts von *lt* liegt.

3. Diskussion.

Die „*spt*“-Mutante ist insofern von besonderem Interesse, als hier eine Gen-Änderung vorliegt, die an der Morphologie innerer Organe angreift. Solche Mutanten entgehen bei den üblichen Zucht- und Untersuchungsmethoden meist der Beobachtung. So kennen wir unter den zahlreichen Mutanten der *Drosophila melanogaster* — abgesehen von einigen Sterilitätsfaktoren — kaum Rassen, die sich von der Wildform im Bau innerer Organe wesentlich unterscheiden. Das Auffinden von Mutanten vom Typus des „*spt*“-Faktors ist daher sehr erwünscht. Wir gewinnen auf diese Weise Anhaltspunkte für die Bewertung der Mutation als Grundlage stammesgeschichtlicher Wandlungen.

Ein gelegentliches Vorkommen von drei Spermatheken bei *Drosophila melanogaster* wurde erstmals von Nonidez (1920) und später auch von Sturtevant (1925) festgestellt. Gleichauf (1936), der sich eingehend mit dem Bau und der Variabilität des Geschlechtsapparates beschäftigte, fand dagegen unter 1590 Weibchen verschiedener Mutanten keinen Fall mit drei Spermatheken. Bei unserer „*spt*“-Mutante treten neben den anderen aberranten Typen die „Dreier“ mit grosser Regelmässigkeit auf. Dieser Befund ist von Bedeutung, weil es innerhalb der Subfamilie der *Drosophilinae*, nach Sturtevant (1921), eine Species *(Aulacigaster leucopeza)* gibt, für die drei Spermatheken charakteristisch sind. Hier sitzen zwei der Kapseln an einem gemeinsamen Ausführgang. Ausserhalb der *Drosophilinae* sind drei Spermatheken für zahlreiche Dipteren die Norm. Was also bei *Drosophila* als Mutante neu auftreten kann, findet sich in ähnlicher Weise verwirklicht in der arttypischen Morphologie anderer Gattungen, Familien und Unterordnungen.

Die Ergebnisse unserer Temperaturversuche werfen sodann interessante entwicklungsphysiologische Probleme auf. Wir können zunächst eine morphologische Reihe aufstellen, die vom Normaltypus mit zwei getrennten Gängen über den „Zweier“ mit mehr oder weniger weit hinauf vereinten Gängen

bis zum „Einer" führt. Mit sinkender Zuchttemperatur nimmt dabei die Tendenz für Gang- und Kapselverschmelzung zu. Die „Einer" sind stets von abnormer Grösse. Sie zeigen uns damit an, dass bei ihnen eine Baumaterial-Menge verwendet wurde, die im Normalfall für zwei Kapseln ausreicht.

Die gleiche Zuchttemperatur, die den Übergang vom „Zweier" zum „Einer" fördert, begünstigt aber andererseits auch die Entstehung von „Dreier"-Gruppen. Es scheint, als ob sich das Spermatheken-Anlagesystem bei der „*spt*"-Mutante in einem Zustand erhöhter Labilität befindet, so dass geringfügige modifikatorische Einflüsse die Morphologie stark und scheinbar gegensinnig beeinflussen. Wird die Temperatur noch weiter gesenkt, so entstehen unter dem Einfluss des „*spt*"-Faktors ausgesprochene Missbildungen (abortive Kapseln). Offensichtlich ist eine beliebige Verkleinerung des Kapselmodells nicht möglich. Sobald das zur Verfügung stehende Baumaterial unter eine bestimmte Menge sinkt, werden nur noch kleine, atypisch geformte Chitinstücke auf den freien Enden der Ausführgänge angelagert. Dagegen zeigen uns die „Einer", dass Spermatheken konstruiert werden können, die das normale Ausmass weit übertreffen.

LITERATUR

1936. Gleichauf, R. *Anatomie und Variabilität des Geschlechtsapparates von Drosophila melanogaster (Meigen).* Zeitschrift für wissenschaftl. Zoologie, 148.

1920. Nonidez, J. F. *Internal phenomena of reproduction in Drosophila melanogaster.* Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Wood's Hole, 39.

1921. Sturtevant, A. H. *The North-American species of Drosophila.* Carn. Inst. Washington, 301.

1925/26. —— *The seminal receptacles and accessory glands of the Dipters, with special reference to the Acalypterae.* J. of New York Entomol. Soc., 33-34.

N° 23. **Max Reiff,** Zool. Institut der Universität Zürich. — Fertilitätstypen bei Selektionsstämmen von *Drosophila melanogaster* und ihr Verhalten bei Kreuzungen. Mit 1 Textabbildung und 3 Tabellen.

Herrn Prof. Dr. F. Baltzer zum 60. Geburtstag gewidmet.

I. Problemstellung.

Hadorn und Zeller (1943)[1] haben eingehend den altersbedingten Fertilitätsabfall bei Einzelpaarzuchten von *Drosophila melanogaster* geprüft und dabei festgestellt, dass an diesem Abfall mit zunehmendem Mutteralter sowohl die absinkende Fekundität (Eiproduktion) wie auch die starke Verschlechterung der larvalen Schlüpfrate[2] beteiligt ist. Bei diesen Untersuchungen stellte sich heraus, dass der Zeitpunkt und die Geschwindigkeit des altersbedingten Fertilitätsabfalls für verschiedene Genotypen charakteristisch verschieden ist. Dies gilt nicht nur für bekannte Mutanten, sondern auch für diverse Wildstämme.

Es war nun zunächst meine Aufgabe, an zwei Wildstämmen das Verhalten der beiden Fertilitätskomponenten (Fekundität und Larvenschlüpfrate) an einem grossen Material zu prüfen und dabei besonders die Variabilität der Fertilitätskomponenten bei Inzucht und strenger Selektion festzustellen. Als Versuchsmaterial konnte ich zwei von Herrn Prof. E. Hadorn voruntersuchte Laboratoriums-Wildstämme übernehmen. Der eine Stamm zeichnet sich aus durch hohe Eiproduktion und hohe larvale Schlüpfrate = H-Stamm; der andere durch geringere Eiproduktion und tieferen Schlüpfratenverlauf = T-Stamm.

Hadorn und Zeller hatten gezeigt, dass der Altersabfall der Fertilität durch wöchentlichen Zusatz junger Männchen des

---

[1] Fertilitätsstudien an *Drosophila melanogaster*. I. Untersuchungen zum altersbedingten Fertilitätsabfall. Roux' Archiv, Bd. 142, 1943.

[2] Prozentwert der geschlüpften Larven bezogen auf das Total der abgelegten Eier.

gleichen Stammes nicht aufgehalten oder verbessert werden kann. Daraus ergab sich die Frage, ob denn ein spezifischer Genotypus fertiler Männchen verschiedener Stämme überhaupt einen Einfluss auf den Kurvenverlauf der Fertilitätskomponenten haben kann. Reziproke Kreuzungsversuche zwischen dem H- und T-Stamm mussten hier die Entscheidung bringen.

Ich arbeitete ausschliesslich mit Einzelpaarzuchten nach der bei HADORN und ZELLER (1943) beschriebenen Technik.

II. VERLAUF UND VARIABILITÄT DER FERTILITÄTSKOMPONENTEN BEIM H- UND T-STAMM.

In diesen Mitteilungen beschränke ich mich darauf, die zusammengefassten Wochendurchschnittswerte für beide Fertilitätskomponenten (Fekundität und larvale Schlüpfrate) bekannt zu geben. Dabei wird immer eine Zeitspanne von vier Wochen berücksichtigt, was der durchschnittlichen Lebensdauer der Weibchen entspricht. (Weibchenalter für H-Stamm: Mittelwert M = 29,2 ± 1,6 Tage, für $n = 32$ Einzelpaare; für den T-Stamm: M = 27,7 ± 1,5 Tage, $n = 31$.)

Die Eiproduktion ist bei beiden Stämmen in der ersten Woche am grössten. Während aber der H-Stamm in dieser Zeit Tageseizahlen von 70—110 aufweist, erreicht der T-Stamm nur Eizahlen zwischen 40 und 70. Von der zweiten Woche an beginnt für beide Stämme parallel eine stetige, annähernd lineare Abnahme der Tageseizahlen. Irgendwelche Schwankungen in der Eiproduktion, z. B. ein schubweises Abliefern der Eier innerhalb einer bestimmten Zeit, wurden nie beobachtet.

Aus der Tabelle 1, in der die Fekunditätswerte für die vier

TABELLE 1.

Fekunditätswerte: durchschnittliche Tagesproduktion.

Zeit	H-Stamm $n = 28$ Paare	T-Stamm $n = 26$ Paare
1. Woche	89 ± 3,3 Eier	56 ± 4,8 Eier
2. „	79 ± 3,2 „	42 ± 3,9 „
3. „	58 ± 4,3 „	25 ± 3,2 „
4. „	33 ± 4,2 „	9 ± 2,2 „

Wochen des Imagolebens angegeben sind, kann man ersehen, dass die Fekundität des T-Stammes nur etwa die Hälfte bis zwei Drittel der Höhe des H-Stammes erreicht.

Trotz der Selektion — während 14 Generationen — auf hohe Eizahl beim H-Stamm oder auf mittlere bis tiefe Eizahl beim T-Stamm blieb eine beträchtliche Variabilität bestehen, die sich immer innerhalb der den betreffenden Stämmen eigenen Grenzen bewegte. Die Mittelwertsunterschiede zwischen H und T sind trotz den recht grossen mittleren Fehlern statistisch hoch gesichert. In der Fekundität unserer Wildstämme wirken sich also stammeigene genotypische Unterschiede aus.

Ähnlich wie bei der Fekundität, weist der H-Stamm auch im Verlauf der larvalen Schlüpfrate bessere Werte auf. Der Unterschied zwischen den beiden Stämmen ist jedoch nur in den beiden ersten Wochen gross; in der zweiten Lebenshälfte gleichen sich dann die Mittelwerte stark an. Die Wochen-Durchschnittswerte sind in Tabelle 2 und Abbildung 1 zusammengestellt.

Tabelle 2.

Larvale Schlüpfrate: Wochenwerte.

Zeit	H-Stamm $n = 28$ Paare	T-Stamm $n = 26$ Paare
1. Woche	95 ± 0,6%	79 ± 2,1%
2. „	93 ± 1,0%	77 ± 1,8%
3. „	76 ± 4,6%	60 ± 4,0%
4. „	44 ± 6,7%	33 ± 6,8%

Es besteht für die vierte Woche kein statistisch gesicherter Unterschied mehr, da der Streuungsbereich sehr breit wird, und die H-Zuchten im Alter einen relativ zum Anfangswert stärkeren Abfall der Rate aufweisen als die entsprechenden T-Zuchten. Der Fertilitätsabfall lässt sich auch durch wöchentlichen Zusatz junger Männchen nicht verhindern, eine Feststellung, die erstmals von Hadorn und Zeller gemacht wurde.

Auch in bezug auf den Verlauf der larvalen Schlüpfrate blieben die charakteristischen Unterschiede zwischen H und T während den 14 Inzuchtge-

nerationen gewahrt. Die Selektion auf extreme Ratentypen konnte hier ebensowenig wie bei der Fekundität die recht grosse stammtypische Variabilität verringern.

Parallelversuche mit isogenetisch aufgebauten H- und T-Stämmen [1] wiesen im Schlüpfratenverlauf und in der Variabilität gleiche Verhältnisse auf. Es ist dadurch direkt bewiesen, dass es nicht Heterozygotiezustände des Genotypus innerhalb der untersuchten Stämme sind, die diese Variabilität verursachen.

III. Der Fertilitätsverlauf bei reziproken Kreuzungen.

Zur Beantwortung des Problems, ob beide Geschlechter, oder nur das Weibchen resp. Männchen für die Fekunditäts- und Ratenverhältnisse massgebend sind, können reziproke Kreuzungsversuche mit den beiden Stämmen Aufschluss geben.

Für die Fekunditätsbeurteilung könnte man sich vorstellen, dass ein H-Männchen bei einem T-Weibchen die Eiproduktion besser stimuliert. Ein Überblick (Tab. 3) zeigt jedoch, dass bei der Gesamteizahl die charakteristischen Werte für den weiblichen Genotypus bestehen bleiben, trotz Besamung des T-Weibchens durch ein Männchen des „besseren" Stammes. In analoger Weise reagiert das H-Weibchen, das auch nach Besamung mit einem „schlechten" T-Männchen die gleiche Gesamteizahl erreicht wie in reinen H-Zuchten. Die Eizahl wird demnach durch den Genotypus des stammfremden Männchens nicht beeinflusst.

Tabelle 3.

Mittelwerte für Gesamteizahl bei den reinen Stämmen und den Kreuzungen.

Typus . . . . . Einzelzuchten (n)	H × H $n = 33$	H × T $n = 18$	T × T $n = 33$	T × H $n = 17$
Gesamteizahl . .	1561 ± 77,8	1544 ± 46,4	783 ± 64,4	723 ± 55,1

[1] Methode Muller, Dros. Inform. Service 1936.

Ein solches Verhalten ist durchaus nicht selbstverständlich; denn aus den Arbeiten von Hanson und Ferris (1929)[1] und Shapiro (1932)[2] ergibt sich, dass unbefruchtete *Drosophila*-Weibchen bedeutend weniger Eier legen als befruchtete. Sogar die blosse Kopulation mit sterilen, röntgenbestrahlten Männchen bewirkt schon eine Stimulation der Eiproduktion. Fertile Männchen können die Eizahl noch weiter steigern. Die Kreuzungsversuche zeigen nun, dass der Genotypus der fertilen Männchen keinen stammspezifischen Einfluss auf

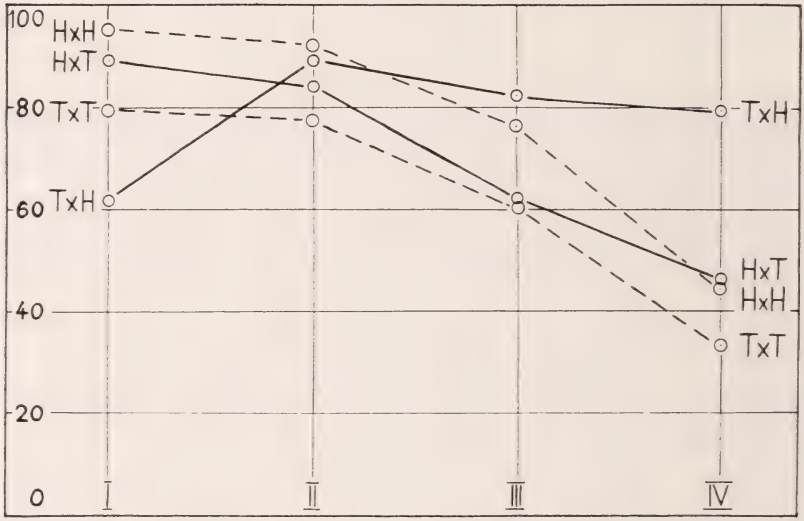


Abb. 1.

Schlüpfratenverlauf bei Selektionsstämmen und Kreuzungen. Ordinate: Schlüpfrate in %. Abszisse: Mutteralter in Wochen.

die Fekundität hat. Das Weibchen reagiert stets mit der für seinen Genotypus charakteristischen Eizahl.

Anders jedoch liegen die Verhältnisse bei der larvalen Schlüpfrate. Hier treten als Folge der Kreuzung zwei neue Fertilitätstypen auf (s. Abb. 1).

Die Kreuzung H × T hat einen tieferen Ratenstart als der reine H-Stamm. Aus Abbildung 1 ist zu entnehmen, dass

[1] J. exper. Zool. 54, 1929.
[2] Biol. Bull. Mar. biol. Labor. Woods Hole 63, 1932.

die Kurve für diese Kreuzung in den ersten zwei Wochen ungefähr in der Mitte zwischen denjenigen der H- und T-Stämme verläuft. Der dritte Wochenwert liegt nahe beim T-Wert und für die vierte Woche wird ungefähr dieselbe Höhe erreicht wie beim H-Stamm. Dieser Kreuzungsversuch zeigt also das Resultat (das statistisch gut gesichert ist), dass die für den H-Stamm typische Schlüpfratenhöhe bei Besamung eines H-Weibchens mit einem T-Männchen nicht mehr erreicht werden kann.

Die Kreuzung T×H überraschte mich durch ein unerwartetes Ergebnis. Wird ein T-Weibchen von einem H-Männchen befruchtet, so liegt der Start der Schlüpfrate wesentlich tiefer als beim T-Stamm selbst. Innerhalb der ersten Woche bis zum Beginn der zweiten Woche folgt dann ein ausserordentlicher Ratenanstieg, der bis zur Höhe des H-Stammes führt. In der dritten und vierten Woche tritt kein typischer altersbedingter Fertilitätsabfall ein — der H-Stamm ist jetzt überholt. Von 26 Einzelpaarzuchten wiesen ca. vier Fünftel diesen erstaunlichen „Aufbesserungseffekt" auf. Der restliche Fünftel hatte schon beim Start eine recht hohe Rate; nur zwei Zuchten zeigten Annäherung an den T-Charakter.

Während wir die Schlüpfratenverschlechterung beim Übergang von der Kombination H × H zur Kreuzung H × T ohne weiteres als Folge einer verminderten Spermaqualität der T-Männchen erklären könnten, ergeben sich für die Deutung des merkwürdigen Aufbesserungseffektes bei der T × H-Kombination besondere Schwierigkeiten. Wir verstehen zunächst nicht, warum ein T-Weibchen mit Spermien des „besseren" H-Stammes mit einer larvalen Schlüpfrate beginnt, die sogar noch tiefer steht als bei der T × T-Kombination. Offenbar harmoniert das erstempfangene Ejakulat trotz seiner Herkunft von einem „guten" H-Männchen schlecht mit den physiologischen Ansprüchen des T-Weibchens. Die im Verlaufe einer Woche allmählich eintretende Verbesserung dürfte vielleicht darauf beruhen, dass eine sukzessive Angleichung der für den Befruchtungserfolg massgebenden Stoffe sich einspielte (Gamone ?). Eine solche stoffliche Wirkung könnte sich entweder vom Muttertier her auf die Spermien, oder vom Sperma aus auf die Eiqualität richten, oder es könnte auch eine Wechselwirkung

vorliegen. Als Erfolg dieser Anpassung ergäbe sich dann eine Schlüpfrate, die nicht nur den T-Typus übertrifft, sondern beim alternden Weibchen sogar der Schlüpfrate des reinen H-Stammes überlegen wird. Zur Prüfung solcher Hypothesen müssen neue Versuche angeschlossen werden.

Zusammenfassend lässt sich vorläufig über die Rolle des Männchens bei der Fertilität der untersuchten H- und T-Wildstämme folgendes aussagen:

1. Innerhalb desselben Genotypus kann das Männchen den altersbedingten Fertilitätsabfall nicht ändern.
2. Ein fremdes Männchen hat keinen stammspezifischen Einfluss auf die Eiproduktion (Fekundität).
3. Für die larvale Schlüpfrate sind neben der genotypisch festgelegten Eiqualität auch die stammspezifischen Faktoren des Ejakulats entscheidend, so dass bei Kreuzungen neue Fertilitätstypen entstehen.

N° 24. **M. Fischberg,** Zool. Institut der Universität, Zürich. — Veränderungen der Chromosomenzahl bei *Triton alpestris* nach Kältebehandlung der Eier.[1] Mit 1 Textabbildung.

Herrn Prof. Dr. F. Baltzer zum 60. Geburtstag gewidmet.

1. Einführung und Methodik.

Im Jahre 1939 teilte Fankhauser mit, dass auch bei Wirbeltieren experimentell Polyploidie ausgelöst werden kann. Er und seine Mitarbeiter (Fankhauser and Griffiths 1939; Fankhauser, Crotta and Perrot 1942; Griffiths 1940) setzten die Eier amerikanischer und japanischer Molcharten gleich nach der Befruchtung einer Kälte von 0,5—3° C aus. Die Behandlung erstreckte sich über einige Stunden und hatte zur Folge, dass

[1] Vorliegende Arbeit wurde auf Anregung von Herrn Prof. Dr. E. Hadorn ausgeführt.

haploide, diploide und triploide Larven entstanden. Ausserdem beobachteten FANKHAUSER (1938) und GRIFFITHS einige spontan triploide Larven amerikanischer Molche. Auch BÖÖK (1940) in Schweden stiess ganz zufällig auf ein triploides ausgewachsenes Männchen von *Triton taeniatus*. Der letztere Fund zeigt, dass sich triploide Molche in der freien Natur bis zur Geschlechtsreife entwickeln können.

In den Jahren 1942 und 1943 setzte ich 2693 Eier unseres einheimischen Alpenmolches, *Triton alpestris*, während 6½—26 Stunden einer Temperatur von 0—1° C aus. 397 Eier entwickelten sich zu schwimmenden Larven. Im Gegensatz zu FANKHAUSER und den anderen Autoren benützten wir künstlich befruchtete Eier, die ungefähr 3 Minuten nach der Besamung in die Kälte gebracht wurden.

Zwei Tage nach dem Ausschlüpfen wurde den Junglarven die Schwanzspitze abgeschnitten, fixiert und „in toto" gefärbt. Dann wurden die Chromosomen gezählt. Diese von BALTZER (1922) eingeführte Schwanzspitzenmethode ist sehr geeignet zum Nachweis der Chromosomenverhältnisse, da die getesteten Tiere am Leben bleiben und ihre Weiterentwicklung beobachtet werden kann. Ausser der Chromosomenzahl wurde auch die Kerngrösse kontrolliert (Abb. 1, *a—d*). Die Chromosomenzählung an Schwanzspitzen ist insofern verlässlich, als FANKHAUSER, GRIFFITHS und ich (unveröffentlicht) an Serienschnitten durch Molchlarven stets die gleiche chromosomale Konstitution an Larvenkörper und Schwanzspitze nachweisen konnten. Dies gilt auch für Keime, die Areale mit verschieden grossen Kernen aufweisen; denn solche Mosaikkeime zeigten bis jetzt nur Unterschiede in bezug auf die Medianebene und nicht in craniocaudaler Richtung. So gibt es z. B. Larven, die rechts haploid und links triploid sind; niemals fanden sich aber bis heute Larven, die vorne und hinten nicht die gleiche Zahl von Chromosomensätzen aufwiesen (vergl. auch KAVAMURA, T. 1939).

2. KERNTYPEN.

Das Resultat der Untersuchungen ist in Tabelle I zusammengefasst. Um einen Einblick in den momentanen Stand dieser For-

schungsrichtung zu geben, habe ich die bis heute in die Schweiz gelangten Arbeiten anderer Autoren ebenfalls angeführt.

TABELLE I.

Kältebehandlung frischbefruchteter Urodeleneier.

Autor	Jahr	Molchart	Behandelte Eier	Larven	Kerntypen								
					$1n$	$1n + 2n$	$< 2n$	$2n$	$1n + 3n$	$2n + 3n$	$< 3n$	$3n$	$4n$
FANKHAUSER u. GRIFFITHS	1939-41	*Triturus viridescens*	245	100	10			10				80	
FANKHAUSER u. Schüler	1942	*Triturus pyrrhogaster*	117	29	4			11			1	13	
BÖÖK A.	1943	*Triton taeniatus*	129	48	1			42				5	
FISCHBERG M.	1942-43	*Triton alpestris*	2693	397	36	13	3	184	7	6	3	141	3

Die 397 getesteten Tiere verteilen sich, je nach ihrer Chromosomenzahl, auf neun Kategorien von „Kerntypen".

a) *Haploider Typus.* — *Triton alpestris* besitzt diploid 24 Chromosomen. Bei 36 Larven konnte die haploide Zahl 12 gefunden werden. Der Entwicklungsbeginn haploider Keime wird oft, aber nicht immer, durch verzögerte Furchung charakterisiert. Dieselbe Beobachtung machte HADORN (1932) bei Merogonieexperimenten. Nach beendeter Neurulation tritt häufig eine Verlangsamung der Entwicklung ein; die Embryonen werden ödematös aufgetrieben und gehen meist als zwerghafte Keime zugrunde. Unsere 36 Larven erreichten ein höheres Alter. Die meisten lebten noch einige Tage nach dem Ausschlüpfen und konnten durch ihre sehr zahlreichen und sehr kleinen Melanophoren schon äusserlich von diploiden unterschieden werden. Das gefärbte Präparat zeigt ferner kleine Kerne, die nahe beieinander liegen (Abb. 1 *a*). Eine einzige dieser haploiden Larven erreichte ein Alter von 289 Tagen und starb nach Beginn der Metamorphose.

b) *Diploider Typus.* — Die Kerne der 184 normalen Larven sind ungefähr doppelt so gross wie die haploiden und liegen auch weiter auseinander (Abb. 1 *b*).

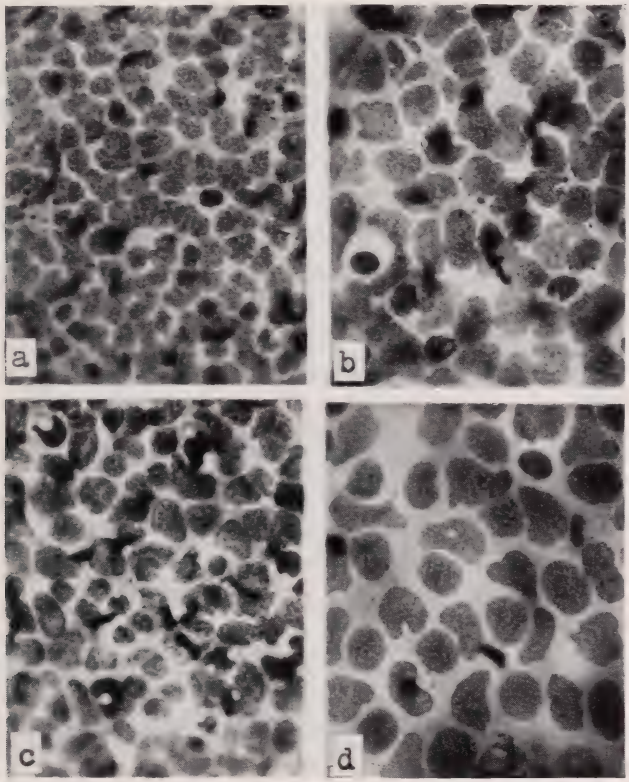


Abb. 1 (*a—d*).

Kerngrössen in der Epidermis amputierter Schwanzspitzen von *Triton alpestris*-Larven nach Kältebehandlung der Eier. *a*) haploider Kerntypus, Kerne klein und nahe beieinander, *b*) diploider Kerntypus, *c*) haploid-diploider Kerntypus: kleine und grössere Kerne sind vorhanden, *d*) triploider Kerntypus: die Kerne sind gross und liegen weit auseinander. Vergr. 250×.

c) *Haploid-diploider Typus.* — Diese Larven unterscheiden sich äusserlich von haploiden dadurch, dass sie ausser sehr kleinen auch normalgrosse Melanophoren aufweisen. Die mikroskopische Untersuchung zeigt ferner, dass die Zellkerne von verschiedener Grösse sind (Abb. 1 *c*). Eingestreute Mitosen zeigen — entsprechend der Kerngrösse — haploide und diploide Chromo-

somenzahlen. Recht häufig trennt die Medianebene Areale mit grossen und kleinen Kernen. Auch wurden Larven gefunden, bei denen dorsal der eine, ventral der andere Typus vertreten ist. Die Körpersektoren mit diploiden Zellen werden zwar häufig auch von einigen haploiden Zellen durchsetzt. KAVAMURA konnte dasselbe bei parthenogenetischen Froschembryonen beobachten.

Über die Lebensfähigkeit meiner Mosaikkeime kann nichts ausgesagt werden, da die 13 Vertreter dieser Kategorie nach dem Ausschlüpfen fixiert wurden.

d) *Subdiploider Typus.* — Die drei Larven dieses Typus liessen sich makroskopisch kaum von diploiden unterscheiden. Erst die mikroskopische Untersuchung gab Aufschluss über die chromosomale Konstitution. Die Kerne sind kleiner als bei diploiden aber grösser als bei haploiden Molchen. Dieser Unterschied liess sich auch in der abgestossenen Rückenhaut eines zweijährigen subdiploiden Molches nachweisen. Das Tier entwickelte sich zu einem äusserlich vollkommen normalen Männchen.

e) *Triploider Typus.* — Von diploiden unterscheiden sich die 141 triploiden Larven zunächst meist durch die grösseren und weniger zahlreichen Melanophoren. Im übrigen zeigt ihr Äusseres keine Unterschiede gegenüber dem normalen, diploiden Typus. Die Zellkerne aber sind grösser als die der diploiden und auch die Abstände zwischen den einzelnen Kernen (und damit die Zellgrössen) haben zugenommen (Abb. 1 *d*). Die Analyse der Mitosen ergibt 36 Chromosomen.

Die zahlreichen in meinen Experimenten erhaltenen Triploiden bestätigen FANKHAUSERS Befund (1939), dass im Gegensatz zu vielen Pflanzen und niederen Tieren polyploide Molche nicht grösser sind als normale diploide Individuen. Ein regulierender Faktor sorgt offenbar für die Konstanz der Organgrösse, wobei die Zellzahl bei wachsender Zellgrösse abnimmt. Nicht nur die embryonale, sondern auch die larvale Entwicklung der triploiden Tiere verläuft normal. Selbst die Metamorphose wird bei *Triton alpestris* mühelos überstanden. Von 63 triploiden Larven, die frisch geschlüpft in ein grosses Aquarium gebracht wurden, metamorphosierten 55 (87%) ohne Schwierigkeiten. Vierzig von diesen

leben noch heute und haben ein Alter von 9—12 Monaten erreicht. Zwei andere triploide Molche haben das zweite Altersjahr beendet. Im Gegensatz zu diesen Ergebnissen hatten die triploiden Molche von FANKHAUSER und GRIFFITHS Schwierigkeiten die Metamorphose zu überstehen und wurden deshalb zu dieser Zeit fixiert.

f) *Haploid-triploider Typus.* — Die 7 Larven dieses Typus zeigen wie die haploid-diploiden Tiere, Kerne und Melanophoren verschiedener Grösse. Auch hier werden die grossen und kleinen Kerne recht häufig durch die Medianebene geschieden.

g) *Diploid-triploider Typus.* — Arealbildung ähnlich wie bei den anderen Mosaikkeimen.

h) *Subtriploider Typus.* — Drei Eier entwickelten sich zu Larven mit Chromosomenzahlen, die zwischen 26 und 31 schwanken. Die Melanophoren und Kerne sind grösser als bei diploiden, aber doch etwas kleiner als bei triploiden Molchen.

i) *Tetraploider Typus.* — Äusserlich unterscheiden sich die drei tetraploiden Larven nicht von den triploiden, doch zeigt die mikroskopische Untersuchung einwandfrei Mitosen mit 48 Chromosomen. Eine dieser Larven erreichte das Alter von 9½ Monaten.

3. ZUSAMMENFASSUNG.

Die Ergebnisse vorliegender Untersuchungen zeigen, dass durch Kältebehandlung frisch besamter Eier auch bei *Triton alpestris* Änderungen der Chromosomenzahl in grossem Ausmasse erreicht werden können. Dabei fällt die ausserordentliche Mannigfaltigkeit der entstehenden „Kerntypen“ (= Chromosomenzahltypen) auf, die sich über das ganze Gebiet von haploiden bis zu tetraploiden Chromosomenzahlen erstrecken kann.

Die ausbalancierten haploiden, diploiden und triploiden Typen sind vorherrschend, während heteroploide Chromosomenzahlen relativ selten sind. Unser Material stellt allerdings insofern eine Auslese dar, als wir hier nur über diejenigen Larven berichten, die ihre Embryonalentwicklung beendeten. Da zahlreiche kältebehandelte Eier vorher eingingen, ist es wahrscheinlich, dass unter ihnen die heteroploiden Typen stärker vertreten sind.

Ausser den Fällen, bei denen die Chromosomenzahl für das ganze Tier einheitlich ist, haben wir noch das Auftreten charakteristischer Arealkeime beobachtet, wobei sich physiologische interessante Kombinationen ergaben.

Überraschend gut erwies sich die Entwicklungsfähigkeit der Triploiden. Sie überstehen scheinbar ohne Schwierigkeiten die Metamorphose und lassen sich wohl auch bis zur Geschlechtsreife züchten, so dass von diesen Tieren Aufschlüsse in bezug auf den Geschlechtsbestimmungsmechanismus der Urodelen zu erwarten sind.

LITERATUR

1922. Baltzer, F. *Über die Herstellung und Aufzucht eines haploiden Triton taeniatus.* Verh. Schweiz. Naturf. Ges. Bern.

1940. Böök, A. *Triploidy in Triton taeniatus Laur.* Hereditas 1943.

1943. —— *Low temperature and cleavage in Triton taeniatus.* Hereditas 1943.

1938. Fankhauser, G. *Triploidy in the common Newt, Triturus viridescens.* Anatomical Record, Vol. 70.

1939. —— *The effects of triploidy on cell size and organ size in Salamanders.* Genetics 24.

1939. —— and Griffiths, R. *Induction of triploidy and haploidy in the Newt, Triturus viridescens, by cold treatment of unsegmented eggs.* Proc. nat. Acad. Sci. U.S.A. 25.

1942. ——, Crotta, R. and Perrot, M. *Spontaneous and cold-induced triploidy in the Japanese Newt, Triturus pyrrhogaster.* J. exper. Zool., Vol. 89.

1941. Griffiths, R. *Triploidy (and haploidy) in the Newt, Triturus viridescens, induced by refrigeration of fertilized eggs.* Genetics, Vol. 26, I.

1932. Hadorn, E. *Über Organentwicklung und histologische Differenzierung in transplantierten merogonischen Bastardgeweben.* W. Roux' Arch. f. Entwicklungsmechanik, Bd. 125.

1939. Kayamura, T. *Artificial parthenogenesis in the Frog. 1. Chromosome numbers and their relation to cleavage histories.* J. Sci. Hirosima Univ., Ser. B, Div. 1, Vol. 6, Art. 9.

N° 25. **Käthe Schäffer,** Basel. — Zur Diagnose der Eliminationssubstanz bei der Eireifung von Schmetterlingen *(Solenobia)* [1]. (Vorläufige Mitteilung.) Mit 1 Textabbildung.

Bei der Entwicklung des Schmetterlingseies ist schon lange eine merkwürdige Erscheinung bekannt: Während in der Anaphase der ersten Reifeteilung die Tochterchromosomen gegen die Pole wandern, bleibt im Äquator der Spindel eine Substanz zurück, die wie die Chromosomen mit basischen Kernfarbstoffen färbbar ist. Diese Substanz degeneriert später und wird meist bis zur Zeit der dritten Furchungsteilung resorbiert.

Zum ersten Mal wurde dieses Phänomen 1890 gefunden, aber erst 1914 und später von Seiler genauer untersucht und beschrieben. Seiler bezeichnete damals diese eliminierte Substanz, da sie sich färberisch genau wie die Chromosomen verhielt, als Eliminationschromatin, und unter diesem Namen ist seitdem die Erscheinung in der Literatur bekannt. Er nahm damals an, dass beim Auseinanderweichen der Tochterchromosomen in der Anaphase der ersten Reifeteilung Chromatin von den Chromosomen abgegeben würde. Im Gegensatz zu dieser Auffassung stand die Interpretation von Kühn und Wagner; diese Autoren waren der Ansicht, die Bildung des Eliminationschromatins geschehe unabhängig von den Chromosomen und es handle sich um eine Verdickung der Spindelfasern im Äquator. Beide Interpretationen des Eliminationsvorganges basierten auf morphologischen Untersuchungen.

1933 wies Bauer mit der Feulgen'schen Nuklealreaktion nach, dass das Eliminationschromatin der Anaphase von *Ephestia* keine Thymonukleinsäurereaktion gibt, wie sie für die Chromosomen typisch ist. Diese Feststellung Bauers bezog sich allerdings auf Anaphasen, in denen der Vorgang der Elimination bereits abgeschlossen war. Nicht abgeklärt war, ob das Eliminationschromatin

---

[1] Die Untersuchungen wurden mir durch die Unterstützung der Basler Stiftung für experimentelle Zoologie ermöglicht, wofür ich dem Stiftungsrat herzlich danke.

möglicherweise in der späten Anaphase schon so weit degeneriert und daher chemisch so verändert ist, dass sie aus diesem Grunde feulgennegativ reagiert, und ob vielleicht frühere Kernphasen eine positive Reaktion ergeben.

Zur Klärung der Frage nach der chemischen Natur des Eliminationschromatins, das ich von nun an Eliminationssubstanz nennen will, wurden die Metaphase und Anaphase der ersten Reifeteilung analysiert.

Am eingehendsten untersuchte ich bis jetzt die Verhältnisse bei *Solenobia*, aber auch andere Psychiden wurden zum Vergleich herangezogen. Zunächst wurden die einzelnen Stadien der Metaphase und Anaphase der ersten Reifeteilung chemisch mit der Feulgen'schen Nuklealreaktion geprüft und mit den entsprechenden Stadien, die mit Heidenhains Eisenhämatoxylin gefärbt waren, verglichen. Schon in der frühen Metaphase zeigten sich grosse Unterschiede.

In nebenstehender Abbildung ist der Verlauf der Teilung eines einzelnen Chromosoms in den verschiedenen Stadien der Metaphase und Anaphase der ersten Reifeteilung schematisch dargestellt, und zwar in der linken Reihe die Stadien mit Heidenhains Eisenhämatoxylin und in der rechten Reihe die entsprechenden Stadien mit Feulgen gefärbt.

Anhand der Heidenhain-Bilder soll zunächst der morphologische Ablauf der ersten Reifeteilung geschildert werden. In der frühen Metaphase erscheinen die Chromosomen als einheitlich durchgefärbte Kugeln, die keinerlei innere Struktur erkennen lassen. Etwas später erkennt man deutlich die Tetradengestalt des Metaphasechromosoms. Die Tetraden erscheinen wie von einer Hüllsubstanz umgeben, die sich gleich wie sie anfärbt. Die Chromosomen gleichen Hohlkugeln, an deren Innenwand die Tetraden sitzen. Die einzelnen Chromosomen liegen meist so nah, dass sie sich berühren und dadurch häufig Kettenverbände bilden. In der frühen Anaphase sind die Chromosomen zu Ellipsoiden in die Länge gezogen. In der mittleren Anaphase liegen im Äquator die „zurückgelassene" Hohlkugel und den Spindelpolen genähert die Tochterchromosomen, die mit der Hohlkugel durch einen Faden verbunden sind. In der späten Anaphase existiert auch diese Verbindung nicht mehr. Die Tochterchromosomen sind noch näher an die Pole gerückt und in der Spindelmitte bleibt ein Gebilde liegen, welches

aus Verbänden von Ringen besteht. Dieses Gebilde ist die Eliminationssubstanz der Anaphase.

Anschliessend soll noch kurz erwähnt werden, wie ich mir den Vorgang der Elimination vorstelle. Diese Vorstellung soll zunächst nichts anderes als eine Arbeitshypothese sein. Mit ihrer Hilfe konnte

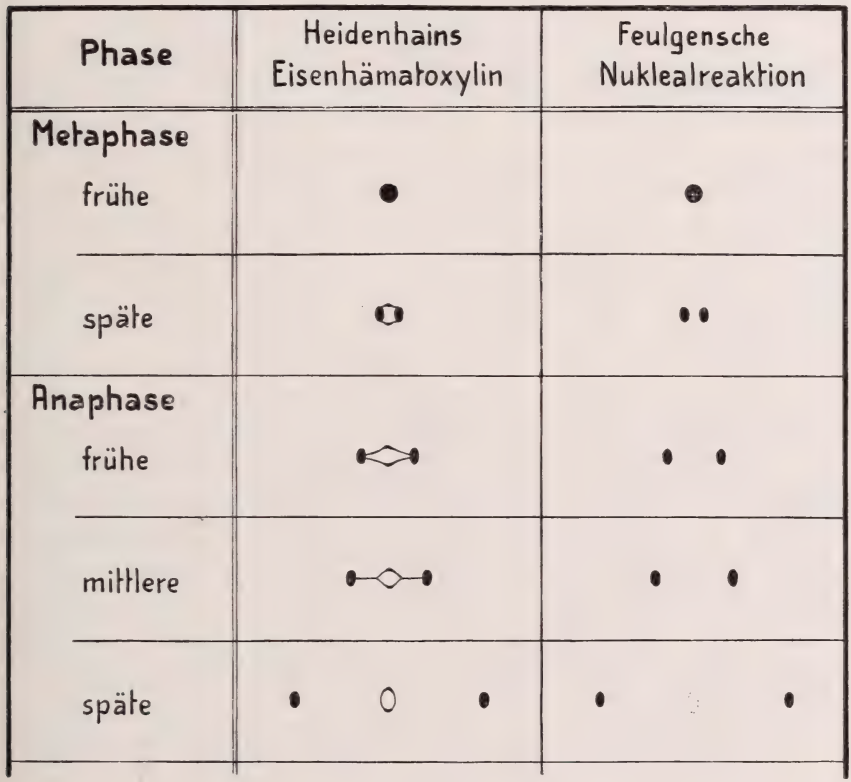


Abb. 1.

Schematische Darstellung des Verlaufes der Teilung eines einzelnen Chromosoms während der Metaphase und Anaphase der ersten Reifeteilung. (Spindelachse liegt horizontal.)

ich bis jetzt alle beobachteten Fälle erklären. Bei Beginn des Auseinanderweichens der Tochterchromosomen werden die Hohlkugeln der Metaphase zu Ellipsoiden in die Länge gezogen. Beim weiteren Auseinanderweichen lösen sich die Tochterchromosomen aus den Hohlkugeln heraus und verlieren zuletzt jegliche Verbindung mit ihrer Hülle. Die Hülle zieht sich wieder gegen den Äquator

zusammen und in der Spindelmitte liegt nun ein Gebilde, welches aus Verbänden von Ringen besteht. Dieses Gebilde besteht aus den Hohlkugel-Resten der Metaphase und stellt die Eliminationssubstanz der Anaphase dar. Ich fasse somit die Eliminationssubstanz als das ehemalige Hüllgerüst der Metaphasechromosomen der ersten Reifeteilung auf, das im Spindeläquator liegen geblieben ist und zum ersten Mal in der späteren Metaphase sichtbar wird.

Die zweite Reihe von Zeichnungen zeigt die gleiche Serie von Chromosomenstadien, nun aber chemisch mit der Feulgen'schen Nuklealfärbung behandelt. In der frühen Metaphase unterscheidet sich das Feulgen-Bild nicht vom Heidenhain-Bild. Die Chromosomen erscheinen als einheitlich durchgefärbte Kugeln. Die Thymonukleinsäure scheint also auf diesem Stadium gleichmässig im Chromosom verteilt zu sein. In der späteren Metaphase sind im Gegensatz zu den mit Heidenhain gefärbten Chromosomen die Tetraden der Metaphase nicht verbunden. Ein Vergleich mit dem entsprechenden Heidenhain-Bild zeigt, dass die Hüllsubstanz nicht gefärbt ist. Die Chromosomen treten daher nicht in Verbänden auf. Auch in allen Stadien der Anaphase geben nur die Tochterchromosomen eine Farbreaktion, nicht aber die Eliminationssubstanz. Dass die Eliminationssubstanz tatsächlich aber dort vorhanden ist, zeigen manche Anaphasespindeln, in deren Äquatormitte schattenhaft, jedoch strukturell eindeutig erkennbar, Eliminationsringe sichtbar sind. Durch Gegenfärbung mit Metanilgelb kann die Eliminationssubstanz im Feulgenpräparat deutlich sichtbar gemacht werden. Somit gibt die Eliminationssubstanz von ihrem ersten Auftreten an bis zu ihrem Verschwinden keine positive Feulgenreaktion.

Danach berechtigt uns die chemische Prüfung der Eliminationssubstanz mit der Feulgenschen Nuklealreaktion den Schluss zu ziehen, dass die Eliminationssubstanz nukleinsäurearm ist.

Einen weiteren Beitrag zur Aufklärung der chemischen Beschaffenheit der Eliminationssubstanz lieferten Verdauungsversuche mit Milzextrakt. Da die Nukleasen der Milz die Fähigkeit haben, die Thymonukleinsäure der Chromosomen abzuspalten, erschien es wünschenswert, die Eliminationssubstanz auf ihr Verhalten gegenüber Nuklease zu prüfen. Das Experiment ergab, dass durch die Einwirkung von aktivem Milzextrakt die Eliminationssubstanz nicht angegriffen wird, die Chromosomen dagegen teilweise oder ganz verdaut werden. Im Heidenhain-Präparat, das

mit aktivem Milzextrakt behandelt wurde, ist die nicht angegriffene Eliminationssubstanz distinkt gefärbt, die weitgehend verdauten Chromosomen sind nur schattenhaft sichtbar. Kontrollen mit inaktiviertem Milzextrakt ergeben dieselben Bilder wie unbehandelte Präparate.

Die Einwirkung von Nukleasen hat also keine nachweisbare Veränderung der Eliminationssubstanz bewirkt.

Auch dieses Ergebnis zeigt, dass die Eliminationssubstanz sehr thymonukleinsäurearm, wahrscheinlich sogar thymonukleinsäurefrei ist.

Die chemische Prüfung der Eliminationssubstanz mit der Feulgen'schen Nuklealreaktion und durch Einwirkung von Nukleasen hat gezeigt, dass sich die Chromosomen und die Eliminationssubstanz in bezug auf ihren Thymonukleinsäuregehalt chemisch verschieden verhalten.

Nach der bisherigen Auffassung stellt die Thymonukleinsäure einen sehr wesentlichen Bestandteil des Chromosoms dar. In neuester Zeit wird zwar diese Auffassung durch E. Stedman und E. Stedman (*Nature* 1943) angefochten, aber durch ihre vorläufigen Mitteilungen ist sie noch nicht stichhaltig widerlegt. Für die Deutung des Eliminationsvorganges wird es auf jeden Fall von Bedeutung sein, zu wissen, dass die für den Aufbau des Chromosoms wesentliche Thymonukleinsäure nicht ausgeschieden wird.

Welcher Stoff im Verlauf der Eireifung im Chromosom an Bedeutung verliert und daher eliminiert und schliesslich resorbiert wird, soll in weiteren Untersuchungen geprüft werden.

Tome 51, nº 26 — Décembre 1944

Travail publié grâce à une subvention de la « Donation Georges et Antoine Claraz, instituta et curata Johannis Schinz professoris auspiciis ».

Contribution à l'étude de la régénération du cristallin chez le Triton

par

Marko ZALOKAR

Genève.

Avec 38 figures et 12 tableaux dans le texte.

SOMMAIRE

Pages

I. Introduction:
1. Régénération normale 444
2. Causes de la régénération 445
3. Influences extérieures 448
4. Problème étudié 449

II. Matériel et méthodes 450

III. Vitesse de régénération 452

IV. Etude comparative de la vitesse de régénération 461

V. Action exercée par la rétine 464
1. Ablation de la rétine 464
2. Greffe de l'iris sur le front 469
3. Implantation de différents tissus et substances . . 473

VI. Capacité régénératrice de l'iris (« Linsenpotenz ») 477
1. Bibliographie 477
2. Observations personnelles 479

VII. Action du cristallin 480
1. Bibliographie 480
2. Expériences personnelles 485
Réimplantation du cristallin 485
Inhibition artificielle de la régénération 490

Pages
VIII. Régénération en culture de tissus 494
1. Bibliographie 494
2. Culture en goutte pendante 498
3. Culture en milieu liquide dans de petites cuves . . 498
Technique 498
Résultats des cultures. 501
IX. Conclusions 513
X. Résumé 515
XI. Bibliographie 518

I. INTRODUCTION

1. Régénération normale.

La régénération du cristallin à partir du bord supérieur de l'iris chez les Batraciens a été signalée quelques temps avant Wolff par Colucci (1891), mais c'est seulement à Wolff que revient le mérite de l'avoir décrite avec précision le premier. On trouve des descriptions fort détaillées de cette régénération dans les travaux de Wolff (1895), de Müller (1896), de Fischel (1900) et de Sato (1940).

Je rappellerai seulement les phénomènes essentiels relatifs à la régénération du cristallin [1]. Après l'ablation du cristallin, l'iris et le bulbe optique se contractent plus ou moins. La plaie de la cornée cicatrise vite (dès les premiers jours elle est fermée) et la pression interne de l'œil se rétablit peu à peu. Le bord de l'iris, surtout à sa partie supérieure, se dépigmente; les cellules s'épaississent, l'épithélium iridien plat devient cubique et les feuillets interne et externe se décollent, laissant entre eux une fente qui les sépare. La perte de pigment se fait par expulsion de granules pigmentaires qui sont alors phagocytés par des leucocytes. Elle progresse dans le feuillet interne et dans quelques cellules du feuillet externe du bord supérieur de l'iris jusqu'à décoloration totale.

Les cellules dépigmentées se multiplient en formant une vésicule qui s'agrandit et dont la lumière prolonge la fente iridienne. Les

[1] Au cours de ce mémoire, j'utiliserai, pour simplifier, le terme « régénération » et j'appellerai « régénérat » le cristallin néoformé.

cellules de la paroi postérieure de cette vésicule deviennent cylindriques et font saillie dans la lumière. Elles ne tardent pas à former les fibres du cristallin. La saillie s'accroît, les fibres se disposent en couches concentriques, et la suture postérieure apparaît. La séparation en épithélium et fibres devient distincte; la limite de formation des fibres est nette. Le nombre des fibres s'accroît. Celles du milieu perdent leur noyau et ainsi se reconstruit un cristallin normal.

Si le cristallin régénéré présente une structure typique, il n'offre pas cependant la régularité du cristallin primitif (Capraro 1936) et n'en atteint jamais la taille. Son diamètre chez *Triturus viridescens* est le 86% de la grandeur normale, après 4 mois de régénération (Stone et Chace 1941). Le bulbe optique peut reprendre sa taille normale après la contraction initiale. Aussi le nouveau cristallin reste-t-il proportionnellement plus petit (le diamètre du cristallin divisé par le diamètre du bulbe est 0,39 pour l'œil normal et 0,33 pour l'œil après la régénération). La réaction sérologique de la substance du cristallin reste la même que celle du cristallin normal (Kobayashi 1926).

Plusieurs régénérations successives après ablations répétées des régénérats formés continuent toujours à donner un cristallin normal (Nikitenko 1939), ce qui montre la grande capacité régénératrice de l'iris.

2. Causes de la régénération.

Les causes de cette curieuse régénération dans laquelle un organe se forme à partir d'un tout autre organe, d'origine totalement différente, ont attiré l'attention des premiers chercheurs.

Wolff (1895), se basant sur le principe de finalité, supposa que le cristallin perdu devait être reconstitué, ce qui l'incita à en pratiquer l'ablation. Il vit alors qu'il se formait effectivement un nouveau cristallin et il en conclut que la finalité était la raison du phénomène. Fischel (1900) s'opposa à cette interprétation, ce qui amena une discussion vive et prolongée, mais peu fructueuse (Fischel 1903, Wolff 1901). Il est évident que l'appel à la finalité n'est pas une explication.

D'après Fischel (1903), seul le traumatisme de l'iris au cours de l'opération serait la cause de la régénération. Mais Wolff (1901) et Sato (1930) ont fait l'ablation du cristallin par la partie postérieure du bulbe optique en passant par la bouche et en laissant la

cornée et l'iris complètement intacts, ce qui n'empêcha pas la régénération de se produire. D'autre part, une blessure de l'iris dans l'œil normal n'amène pas la régénération d'un cristallin supplémentaire (Wolff 1903).

L'expérience de Politzer (1936 *a*) montra que l'irradiation du cristallin par les rayons X provoque sa dégénérescence et son histolyse. Un nouveau cristallin se forme alors à partir du bord supérieur de l'iris bien qu'aucune opération n'ait été effectuée sur l'œil.

J'ai observé, dans un grand nombre de cas, chez des larves de *Triton cristatus* pêchées dans le bassin de la Station de Zoologie expérimentale à Genève, en automne 1942, à l'âge précédant la métamorphose, un régénérat à la place du cristallin normal. L'œil ne montrait pas trace de blessure et je me suis demandé comment le cristallin normal avait pu disparaître. Le hasard m'a permis de trouver, dans une larve, le cristallin normal parasité par un jeune Trématode, dont il ne fut pas possible de déterminer l'espèce; le parasite se déplaçait dans la masse fibreuse du cristallin sous la capsule. Il est probable que, dans les cas mentionnés plus haut, le cristallin fut aussi parasité et détruit ce qui provoqua sa régénération. Ce serait en tout cas la seule cause naturelle connue jusqu'à présent de la régénération du cristallin. Dans ce cas aussi, il n'y avait pas eu d'autre traumatisme et l'iris était resté intact.

Uhlenhuth (1919) attribua aussi la régénération à un traumatisme. Il prétendit que l'iris est enveloppé d'une membrane conjonctive mince qui le protège du liquide environnant. Dès que la membrane est déchirée, les cellules de l'iris baignant directement dans l'humeur vitrée expulseraient leur pigment. Il a cru pouvoir le prouver par des cultures de tissus dans lesquelles l'expulsion du pigment se produisait dans un milieu liquide et non dans un milieu solide (plasma coagulé). Mais cette dépigmentation peut être attribuée à l'altération dans la culture de l'organe explanté sans qu'il s'agisse du début d'un phénomène naturel de régénération. Le fait qu'après l'ablation du cristallin suivie de réimplantation, il n'y a pas de régénération et même pas trace de dépigmentation (Wachs 1920), bien que la membrane supposée ait dû être déchirée, prouve que l'hypothèse d'Uhlenhuth n'est pas fondée. Histologiquement l'existence d'une telle membrane n'a d'ailleurs jamais été démontrée (Fischel 1921, Alberti 1922).

Spemann (1905) a été amené, par ses expériences de mécanique embryonnaire, à faire intervenir une action inductrice venant de la rétine, et neutralisée par une action contraire du cristallin. Dans l'œil existerait un équilibre de principes actifs. L'ablation du cristallin supprimerait l'action antiinductrice et la substance rétinienne provoquerait la régénération.

L'action exercée par la rétine a été prouvée par Wachs (1914). La greffe d'un morceau d'iris dans l'œil l'isole de toute action nerveuse ou tissulaire; seules les humeurs du corps vitré peuvent agir sur lui, et il y a effectivement régénération. L'iris greffé dans le labyrinthe ne peut régénérer le cristallin que si du tissu rétinien est greffé en même temps. L'ablation de la rétine (Wachs 1920) provoque un retard net de la régénération mais n'amène pas sa suppression, car la rétine est très vite régénérée. La greffe de l'iris seul, dans le 4e ventricule ou dans l'arachnoïde, ne donne pas de régénération (Ikeda 1936). Monroy (1939) a pu montrer, par des greffes dans la cavité abdominale, que l'iris seul ne régénère pas, mais qu'il régénère en présence du tissu rétinien (dans 4 cas sur 14). J'ai publié aussi dans une note préliminaire (1941) des faits prouvant la nécessité de la rétine pour la régénération.

D'après ces divers travaux, l'hypothèse d'après laquelle une substance rétinienne provoquerait la régénération est fondée. Seul l'iris, possédant des capacités régénératrices, peut répondre à cet inducteur. On connaît mal la part de l'iris et celle de l'inducteur dans la genèse de la forme du cristallin. L'action rétinienne semble être constamment présente dans l'œil et c'est le cristallin normal qui, par une action contraire, empêche une néoformation à partir de l'iris. Cette action peut être soit chimique, soit mécanique.

Le système d'induction se présenterait comme suit: Les cellules de l'iris ont la propriété de se dépigmenter, de se multiplier et de former un cristallin lorsqu'elles sont soumises à une influence venant du dehors. Cette influence se propage librement à travers la chambre postérieure de l'œil (un morceau de l'iris implanté dans la chambre postérieure peut régénérer aussi vite que s'il était en place, Sato 1930). Elle doit provenir de la rétine, seul organe qui, à part l'iris, limite la chambre postérieure.

La nature de l'action inductrice exercée par la rétine demeure encore entièrement inconnue. On peut supposer que c'est une substance chimique. Si l'on admet que cette action est identique à celle

de l'inducteur du cristallin embryonnaire (régénération de Wolff dans l'œil embryonnaire), on peut penser qu'elle n'est pas spécifique, car beaucoup d'expériences de mécanique embryonnaire montrent la formation du cristallin grâce à une induction provenant de tissus ou corps très différents. Mais jusqu'à présent on n'a pas pu provoquer, à partir de l'iris greffé, une formation de cristallin sans présence de rétine. Il est donc possible que l'iris ne réponde qu'à une substance identique à celle émise par la rétine; c'est pourquoi j'ai choisi la régénération de Wolff pour étudier l'action de la substance rétinienne. On ne pourrait provoquer une régénération de Wolff artificiellement que si l'on réussissait à isoler les vrais principes actifs ou à leur substituer une substance adéquate. Il est peu probable que l'on trouve une aussi grande quantité d'inducteurs anormaux que dans le cas de l'induction d'une plaque neurale.

J'indiquerai plus tard les travaux sur l'action inhibitrice du cristallin.

3. Influences extérieures.

C'est le bord supérieur de l'iris qui donne naissance à la régénération; aussi Wolff a-t-il pensé que la pesanteur la déclenchait. Cette hypothèse trouva des partisans (Fischel 1900, Brachet et Benoit 1899). Mais il fut vite prouvé que la pesanteur ne joue aucun rôle. L'animal tenu sur le dos (Wolff 1901) ou ayant l'œil tourné de 180° (Wachs 1920) régénère toujours à la même place. L'œil tourné de 180° à l'état embryonnaire régénère à l'état adulte par le bord primitivement supérieur (Sato 1930).

La lumière n'a pas d'action. L'animal, qu'il soit exposé à la lumière ou mis dans l'obscurité, régénère à la même vitesse (Brachet et Benoit 1899, Fischel 1900).

Les rayons X peuvent retarder la régénération, provoquer la formation de régénérats incomplets et vacuolisés et même endommager assez le cristallin pour entraîner son histolyse (Politzer 1930, 1936 *a*). La capacité régénératrice de l'iris serait elle-même atteinte.

La température a une grande action sur la régénération comme sur tout phénomène vital. Fischel (1900) affirma cependant que la température importait peu et que les animaux régénéraient aussi vite en été qu'en hiver. Mais tout différentes sont les con-

clusions de NAKAMURA (1935), qui travailla sur *Triturus pyrrhogaster*. Les températures basses, au dessous de 15°, réalisées en hiver ou dans le frigidaire en été, ont ralenti la régénération à tel point qu'elle cessa pratiquement. Les animaux à 18° avaient un régénérat du stade II à IV (= 3 à 5 de SATO) après 20 jours; à 27° ils avaient un régénérat des stades V à VI (= 8 à 13 SATO). Ces derniers stades nécessitent un temps double de celui nécessaire aux premiers stades mentionnés, c'est-à-dire qu'une augmentation de 10° double la vitesse de régénération. A part cette action générale, il n'y a pas d'action spécifique de la chaleur sur le cours de la régénération et la forme du régénérat.

La nourriture, d'après l'avis de beaucoup d'auteurs, n'a pas d'action sur la vitesse et la qualité de la régénération. L'animal maintenu à jeun régénérerait aussi vite que l'animal bien nourri. Mais des expériences précises manquent.

Il serait plus intéressant de connaître l'action des vitamines et des hormones. Une seule expérience de ce genre fut faite par NIKITENKO (1940), qui affirme que les animaux hypophysectomisés régénèrent aussi, mais avec un léger retard sur la régénération normale.

L'âge de l'animal a une grande importance et, dans l'étude de la vitesse de régénération, je reviendrai sur ce point ainsi que sur la différence de régénération suivant les espèces.

4. PROBLÈME ÉTUDIÉ.

Pour comparer les résultats des expériences il est d'abord nécessaire de définir les stades de développement du régénérat et le temps nécessaire à leur réalisation. Une étude comparative de la vitesse de régénération chez différentes espèces s'impose d'elle-même.

Le but que je me propose est d'abord de prouver l'action de la rétine, puis de rechercher sa nature, ce qui exige une méthode appropriée que je me suis efforcé de trouver. La recherche de la nature même de la substance rétinienne s'est révélée une tâche longue et pénible demandant peut-être des années de travail.

D'autre part, l'action inhibitrice du cristallin appelle de nouvelles études. Mes expériences essayent de démontrer l'action chimique du cristallin et d'en éclaircir la nature.

Je tiens à adresser l'expression de ma vive gratitude à M. le Professeur E. Guyénot qui m'a suggéré le sujet de travail et qui n'a pas cessé de me soutenir dans mes recherches. Je remercie également Mlle K. Ponse, directeur adjoint de la Station de Zoologie, pour tout l'intérêt qu'elle a témoigné à mes études. Mes plus vives affections vont à la famille de mon oncle, M. Miselj, dans laquelle j'ai trouvé l'accueil chaleureux dont j'avais tant besoin pendant mon séjour à Genève.

Le travail a été effectué partiellement grâce à la bourse Gourfein-Welt que l'Université m'a décernée pour l'année 1941/42, et pour laquelle j'exprime ici ma gratitude. J'adresse aussi mes remerciements au Kuratorium de la Donation Georges et Antoine Claraz, tout spécialement à M. le Professeur Guyénot, pour la subvention qui m'a été accordée afin de permettre l'illustration et la publication de ce mémoire.

II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

Matériel. — Seules, des larves de *Triton cristatus* ont servi à mes expériences. Elles provenaient du bassin artificiel de la Station de Zoologie expérimentale et des étangs des environs de Genève. Ces animaux appartiennent à la race locale et à la race dite italienne qu'on faisait venir d'Italie pour l'Institut et dont de nombreux exemplaires avaient été remis en liberté dans la nature. D'après les données de Wachs (1914), ce sont les larves adultes qui régénèrent le plus vite; je me suis servi de larves depuis le stade 59 (Glücksohn 1932) jusqu'au commencement de la métamorphose. On trouve des animaux de cet âge du mois de mai à la fin du mois de septembre.

Technique opératoire. — L'opération classique a été effectuée par Wolff (1895) sur *Triton taeniatus*. Pour enlever le cristallin, il perçait et coupait la cornée avec un couteau effilé au bout. Par une pression sur le bulbe il faisait sortir le cristallin. L'opération est restée en principe la même.

J'ouvre la cornée en la perçant avec une aiguille bien aiguisée et en la coupant ensuite avec des ciseaux à ressort. La pression sur le bulbe fait sortir le cristallin. Dans d'autres cas, pour ne pas

opérer à travers la cornée, j'incise la peau au-dessus de l'œil, puis la sclérotique en arrière de l'iris et j'enlève le cristallin avec une pince d'horloger. Les autres opérations seront décrites plus loin.

Les animaux sont endormis dans une solution contenant 3,5 cc d'éther dans 100 cc d'eau pendant 3 à 5 minutes. Puis ils sont transférés dans des boîtes de Petri dont le fond est garni de cire noire, et qui sont remplies de solution physiologique à 0,65 %. Les larves posées sur le ventre, sont fixées derrière les pattes antérieures par deux épingles qui se croisent sur le dos de l'animal. L'asepsie est observée dans la mesure du possible. Les instruments sont trempés dans l'alcool et flambés; la solution physiologique et les boîtes d'opération sont stérilisées. Les larves de *Triton cristatus* sont très sensibles à l'absence d'eau. Si on les met à sec quelques minutes seulement, elles meurent dans les heures qui suivent.

Après l'opération, les larves sont placées séparément dans des verres et nourries dès le 2e jour avec des *Tubifex*. Les animaux et les cultures de tissus ont été maintenus dans une étuve réglée à 22-23°.

Technique histologique. — Toutes les pièces furent fixées au Bouin, passées par les alcools, incluses dans la paraffine et coupées à 10 microns, celles des cultures de tissus à 7 microns. La coloration fut toujours faite à l'hémalun-éosine. Les pièces comportant un cristallin ou un régénérat avancé difficile à couper furent plongées, après la fixation et avant l'emparaffinage, dans une solution d'acide phénique à 10 % dans l'alcool à 70°, pendant 24 heures. Une fois la partie dure du cristallin entamée par le microtome, les pièces étaient laissées dans l'eau pendant une nuit. Le cristallin s'imbibait ainsi d'eau et se coupait bien [1].

Les mesures furent effectuées sur le matériel fixé et coloré; aussi ne correspondent-elles pas à la réalité; néanmoins elles peuvent donner une idée des grandeurs relatives. Il en est de même pour toutes les mesures des régénérats.

Pour des raisons pratiques, j'appelle respectivement les parties supérieure et inférieure de l'œil, parties dorsale et ventrale; les antérieure et postérieure, latérale et médiane. Les axes de l'œil et du cristallin sont: *a*) médio-latéral, *b*) dorso-ventral, *c*) cranio-caudal.

---

[1] Je dois à M. le professeur R. Matthey l'indication de cette méthode.

III. VITESSE DE RÉGÉNÉRATION

Sato (1940) a donné une description de la régénération et a proposé une division en stades. Il a établi 13 stades pour les régénérats de la larve de *Triton taeniatus* et les a comparés à ceux de *Diemyctilus pyrrhogaster*, larve et adulte. Ces stades expriment tous les moments importants de la régénération. Ils sont répartis plus ou moins uniformément dans le temps nécessaire à la régénération; ils sont très utiles pour comparer les résultats des diverses expériences.

Chez la larve de *Triton cristatus*, les régénérats ne correspondent pas exactement à ceux de *Triton taeniatus*; il fallut donc chercher à établir les stades correspondants. La différence principale siège dans la grandeur du régénérat et dans le nombre des cellules qui le composent. Rabl (1907) a précisé que, chez les espèces voisines, la grandeur des cellules est plus ou moins égale mais que leur nombre diffère suivant la taille des animaux ou des organes; il a pu observer le fait surtout sur les cristallins.

L'œil de *T. taeniatus* est plus petit que celui de *T. cristatus* de même que les cristallins. Le tableau I montre ces différences. La grandeur des cellules est la même. L'épaisseur de la rétine aussi, c'est pourquoi la chambre postérieure est moins spacieuse chez *T. taeniatus* que chez *T. cristatus*. D'où les avantages de ce dernier pour certaines expériences.

Tableau I.

Grandeurs de l'œil de Triton taeniatus *et de* Triton cristatus.

	T. taeniatus	*T. cristatus*
Axes de l'œil, *a*	675	800
b	1050	1350
Axes de la chambre postérieure, *a* . .	525	650
b . .	650	800
Epaisseur de la rétine	150	150
Diamètre du régénérat, stade 10	170	230
Nombre de cellules épithéliales du régénérat, stade 10	32	50
Grandeur des cellules épithéliales . . .	12 × 16	11 × 18

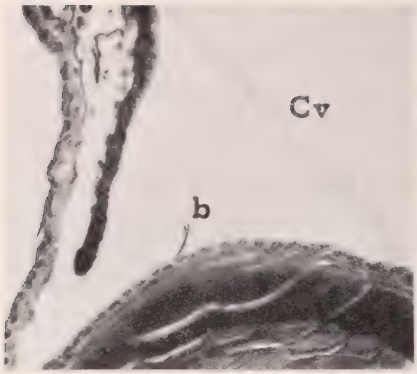
Je passerai en revue les 13 stades consécutifs en donnant pour chacun une brève caractéristique et une description détaillée comparée à celle de SATO. Le tableau II montrera les mesures relatives à la grandeur des régénérats et au nombre des cellules qu'on peut compter sur une seule coupe, passant par le milieu du régénérat.

Stade 0. — L'iris est normal. Les deux feuillets de l'iris sont non distincts et les cellules, entièrement remplies de pigment, sont noires. Ce stade est celui que l'on rencontre dans l'œil normal ou tout de suite après l'ablation du cristallin. Les deux feuillets se séparent parfois par un déchirement artificiel, conséquence de la préparation. La partie externe est recouverte d'un stroma conjonctif, contenant les vaisseaux et s'arrêtant au bord de l'iris. La partie interne est limitée par une membrane basale attachée à l'épithélium du cristallin, là où l'iris le touche. Elle se décolle de l'iris et reste attachée sur le cristallin qui, en se contractant pendant la fixation et la déshydratation, la déplace un peu, ce qui la rend très bien visible (*b*). Elle ne contient pas de cellules, ce n'est donc pas la membrane conjonctive d'UHLENHUTH; mais elle enveloppe l'iris entièrement, elle correspond donc aux exigences du « sac » protégeant l'iris, dont parle cet auteur. ALBERTI (1922) observa aussi cette membrane basale, qui est la basale de tout épithélium. Quelques granules de pigment sortent de l'iris dans l'espace créé par la déchirure de la membrane: c'est une formation artificielle. L'iris après l'ablation du cristallin n'a plus de membrane basale sur sa face postérieure près du bord (fig. 1).

Stade 1. — Epaississement léger de l'iris vers le bord; dépigmentation du centre des cellules. Les noyaux deviennent visibles sur la coupe. Première indication de la fente entre les deux feuillets (fig. 1*bis*).

Stade 2. — Epaississement de l'iris plus marqué, la fente entre les deux feuillets est distincte. La dépigmentation progresse; les cellules deviennent moins chargées de granules pigmentaires; parfois première apparition de cellules entièrement dépigmentées (fig. 2).

Stade 3. — Plusieurs cellules du bord sont entièrement dépigmentées; les premières mitoses apparaissent. La dépigmentation s'effectue sur une grande étendue du bord supérieur (fig. 3).



1

1 bis

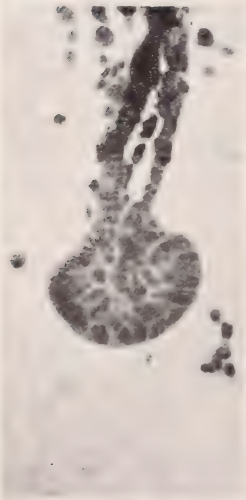
2

3

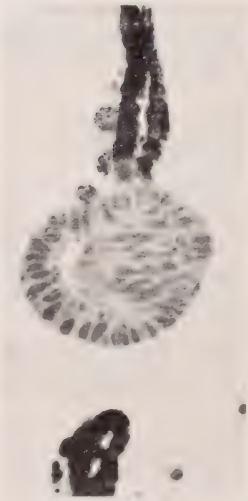
4

5

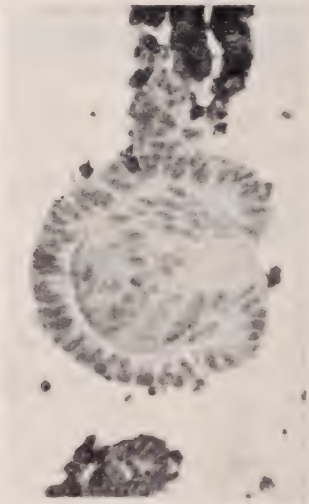
6



7



8



9

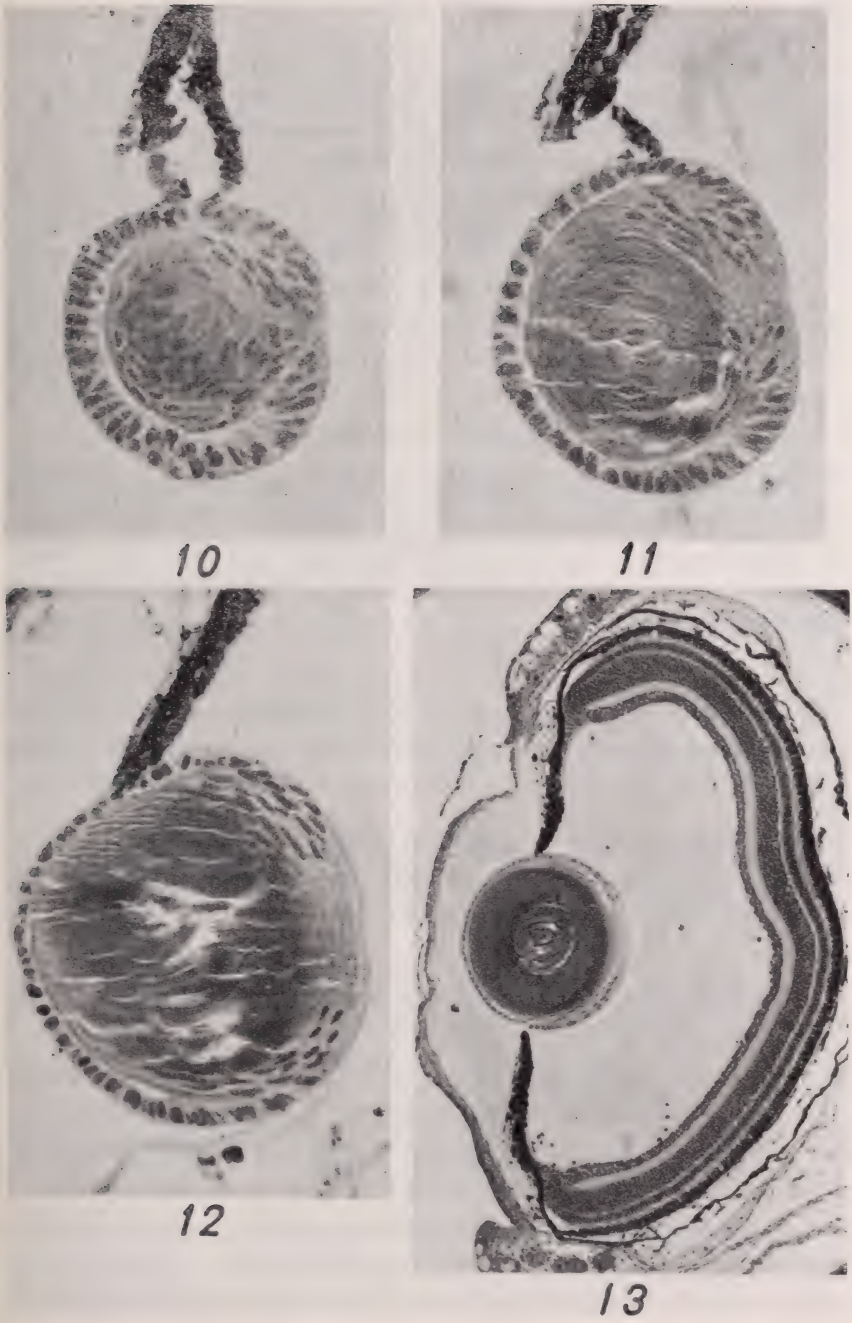


Fig. 1-13.
Régénération du cristallin chez *Triton cristatus*, stades 1-13.
(Explications dans le texte.)

Stade 4. — Une vésicule se forme, limitée par un épithélium cubique. Il y a un grand nombre de cellules dépigmentées; la limite entre les cellules pigmentées de l'iris devient plus ou moins nette. Réapparition de la membrane basale (fig. 4).

Stade 5. — La vésicule commence à s'arrondir. Les cellules épithéliales deviennent cylindriques surtout du côté de la rétine. Le nombre des cellules reste stationnaire ou même diminue, ce qui est dû à une délimitation nette de la vésicule, dont l'axe cranio-caudal se raccourcit aussi. La vésicule a une forme de demi-lune dont la partie convexe est tournée vers la pupille. Le reste de l'iris se repigmente peu à peu (fig. 5).

Stade 6. — La vésicule s'agrandit considérablement ; les fibres apparaissent dans les cellules cylindriques (fig. 6).

Les vésicules des stades 4 à 7 sont, chez le *T. cristatus*, plutôt plates (dans la coupe), tandis que celles de *T. taeniatus* sont sphériques.

Stade 7. — La saillie dans la vésicule apparaît remplie de noyaux. Nouvel agrandissement et multiplication des cellules. L'endroit de formation de la saillie n'est pas toujours le même mais elle tend à se constituer du côté rétinien (fig. 7).

Stade 8. — Un centre fibreux apparaît nettement dans la saillie. Les fibres montrent une disposition concentrique; la limite entre épithélium et fibres se dessine (fig. 8). Il y a 4 variations du type:

a) une saillie nette dans l'intérieur de la vésicule laisse une fente en croissant la séparant de l'épithélium antérieur;

b) la saillie est dissimulée par le refoulement de la paroi postérieure; la fente est ovale;

c) dans un type intermédiaire, il y a une petite saillie et un recul de la paroi postérieure;

d) souvent il existe une formation anormale: grand développement de cellules rendant la paroi épithéliale antérieure très épaisse. L'organisation des fibres est semblable au stade 8 mais le temps de régénération est plus avancé (semblable au stade 9).

Stade 9. — La limite entre l'épithélium et le centre fibreux est distincte. Le centre fibreux fait une forte saillie; les fibres se disposent concentriquement en formant une suture postérieure. Le nombre des cellules est beaucoup plus grand que chez *T. taeniatus* et l'organisation est différente, mais elle ressemble beaucoup à celle du stade 9 de *Diemyctilus pyrrhogaster* (Sato 1940, fig. 28) (fig. 9).

Stade 10. — La suture antérieure se forme par la disposition des fibres autour d'un centre fibreux primaire qui reste périphérique. La suture postérieure est très nette (fig. 10).

Stade 11. — Le centre fibreux primaire occupe le milieu du cristallin; il est plus ou moins uniformément entouré de fibres; les noyaux sont encore présents. Les cellules de l'épithélium deviennent cubiques au pôle antérieur (avant elles étaient cylindriques) (fig. 11).

Stade 12. — Le centre fibreux primaire perd ses noyaux; l'épithélium du pôle s'aplatit. La connection avec l'iris disparaît (fig. 12).

Stade 13. — Les fibres secondaires perdent à leur tour leurs noyaux. Rétablissement de la forme normale. L'épithélium devient plat (fig. 13).

Sato établit quatre périodes de régénération, qu'il caractérise par les processus suivants:

1. Période de latence, dépigmentation: stades 1 à 2.
2. Période initiale, formation de la vésicule: stades 3 à 6.
3. Période de différenciation des fibres: stades 7 à 11.
4. Période de croissance: stades 12 à 13.

Les mêmes périodes se retrouvent chez *Triton cristatus*, à part quelques changements:

1. Première période de dépigmentation: stades 1 à 2.
2. La deuxième période de formation de la vésicule commence par une multiplication des cellules, une séparation en cellules dépigmentées, destinées à former le cristallin, et en cellules pigmentées, destinées à restaurer l'iris. La grande surface dépigmentée plus ou moins diffuse se délimite maintenant

en une vésicule distincte par un raccourcissement de l'axe cranio-caudal et partiellement de l'axe dorso-ventral: stades 3 à 5.

3. La troisième période de formation du centre fibreux commence par une nouvelle multiplication de cellules et finit par l'établissement d'un centre fibreux et d'un épithélium: stades 6 à 10.
4. Pendant la quatrième période, la croissance, l'organisation et le rétablissement d'un épithélium plat aboutissent à un cristallin normal.

Sato observe le stade 2 dès le 2e jour; je ne l'ai observé que le 5e jour. Ceci provient probablement non d'une différence de vitesse mais de la définition différente des deux stades chez *T. cristatus* et *T. taeniatus*. La suite est plus ou moins semblable à ce qui se passe chez *T. taeniatus*.

La grandeur des régénérats est difficile à mesurer exactement sur le matériel fixé et ne peut pas être facilement utilisée pour la comparaison des stades établis. Il serait plus intéressant de chercher le rapport entre le nombre des cellules et le stade du régénérat: ce rapport est également difficile à préciser et exigerait un assez grand matériel pour être traité statistiquement (voir tableaux II et II *a*).

Tableau II.

Grandeur de régénérats de Triton cristatus *(larve)*.

Stade	Jours	N° de l'expérience	Axes *a*	*b*	*c*	Nombre de cellules sur une coupe
0	0	145/1941	16	—	—	—
0	0	146/1941	15	—	—	—
9	0	147/1941	20	—	—	—
0	0	148/1941	19	—	—	—
0	0	154/1941	18	—	—	—
0	0	107/1943	15	—	—	—
1	4	313 *l*/1941	30	—	—	—
1	4	313 *d*/1941	30	—	—	—
1	4	314 *l*/1941	20	—	—	—
1	4	314 *d*/1941	23	—	—	—
1	4	1 *l*/1942	20	—	—	—
1	4	2 *l*/1942	26	—	—	—
1	5	7 *l*/1942	33	—	—	—

TABLEAU II (suite).

Stade	Jours	N° de l'expérience	Axes a	Axes b	Axes c	Nombre de cellules sur une coupe
2	5	9 *l*/1942	40	—	—	—
2	5	9 *d*/1942	40	—	—	—
2	5	10 *l*/1942	36	—	—	—
2	5	11 *d*/1942	40	—	—	—
2	5	337 *l*/1941	50	—	—	4
3	5	335/1941	50	60	200	11
3	5	337/1941	45	35	50	6
3	6	367/1941	60	60	200	10
3	6	369/1941	75	58	175	13
3	6	370/1941	45	80	170	14
3	6	372/1941	70	60	130	7
3	6	377/1941	50	65	160	15
4	6	341/1941	85	105	220	25
4	6	342/1941	78	104	200	25
4	6	374/1941	75	105	260	26
4	6	379/1941	67	140	250	29
4	6	87/1941	65	105	190	20
4	7	13 *d*/1942	55	85	140	—
5	6	83/1941	70	90	140	21
5	6	181/1941	72	105	200	22
5	7	16 *l*/1942	82	110	140	23
5	7	16 *d*/1942	85	67	110	18
5	7	14 *l*/1942	78	80	130	21
5	7	14 *d*/1942	75	75	120	22
6	7	78/1941	75	130	220	39
6	7	184/1941	100	120	190	46
6	7	185/1941	105	120	200	38
6	7	13/1942	80	90	150	29
6	7	15 *l*/1942	75	65	140	28
6	7	17 *l*/1942	88	110	120	37
6	7	17 *d*/1942	100	115	110	42
7	10	231 *l*/1941	120	130	180	37
7	10	231 *d*/1941	110	130	230	38
7	10	188/1941	130	120	140	60
7	10	219/1941	130	130	160	55
8	9	20 *d*/1942	160	130	190	50
8	9	20 *l*/1942	170	120	160	53
8	9	18 *l*/1942	180	180	220	67
8	9	18 *d*/1942	150	150	190	65
8	10	315/1941	150	200	280	70
8	10	311/1941	200	230	360	100

Tableau II (suite)

Stade	Jours	N° de l'expérience	Axes *a*	*b*	*c*	Nombre de cellules en tout	épith.
9	10	304/1941	190	200	290	—	36
9	10	84/1941	220	150	210	—	35
9	10	86/1941	200	170	230	—	34
9	10	90/1941	260	240	290	—	36
9	10	93/1941	200	180	220	—	30
9	10	106/1941	195	165	210	—	30
10	10	262 *d*/1941	210	230	260	—	42
10	12	4 *l*/1942	210	230	260	—	50
10	12	5 *l*/1942	220	190	280	—	43
10	12	6 *l*/1942	220	230	280	—	45
10	12	96/1941	230	230	280	—	38
10	13	80/1941	230	230	310	—	45
10	13	82/1941	250	230	280	—	42
11	14	221/1941	180	180	220	—	37
11	14	187/1942	250	250	280	—	40
11	15	175/1942	270	270	320	—	42
11	15	176/1942	270	270	300	—	47
11	15	179/1942	275	285	320	—	45
11	15	180/1942	250	270	320	—	42
12	14	148 *l*/1942	285	285	320	—	42
12	14	148 *d*/1942	315	300	320	—	47
12	14	150 *l*/1942	300	310	310	—	42
12	18	125/1941	320	320	330	—	48
13	21	151 *l*/1942	410	435	460	—	55
13	21	151 *d*/1942	420	450	460	—	50
13	21	152 *l*/1942	390	390	450	—	55
13	21	152 *l*/1942	390	390	420	—	50

Tableau II *a*.

Quelques mesures des régénérats in vivo.

Stade 6: 100, 100, 100, 100.
» 7: 150, 150, 200, 200, 160, 200.
» 8: 120, 120, 150, 170, 180, 200, 200, 200, 200, 250, 250, 250, 300, 300.
» 9: 200, 200, 200, 200, 200, 200, 200, 225, 250, 250, 250, 250, 300, 300, 350.
» 10: 200, 250, 250, 250, 250, 300, 350, 450.
» 12: 400, 400, 450.

TABLEAU III.

Les temps de régénération selon les stades.

Jours	Nombre d'opérat.	Stades 1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	Temps moy.
		14	7	17	6	6	11	6	48	52	13	20	12	8	
4	10	10	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
5	15	4	6	5	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2,1
6	20	.	1	12	5	2	.	.	.	.	.	.	.	.	3,4
7	14	.	.	.	1	4	9	.	.	.	.	.	.	.	5,6
8	2	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	6
9	6	.	.	.	.	.	.	.	6	.	.	.	.	.	8
10	98	.	.	.	.	.	.	6	42	48	2	.	.	.	8,5
11	6	.	.	.	.	.	.	.	.	4	2	.	.	.	9,3
12	10	.	.	.	.	.	.	.	.	.	8	2	.	.	10,2
13	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	2	.	.	10,7
14	18	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	11	7	.	11,4
15	6	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	5	1	.	11,2
17	4	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	4	.	12
21	8	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	8	13
	220	4,3	5,1	5,7	6,2	6,7	7,2	10	9,9	10,1	11,7	13,5	15,1	21	

IV. ÉTUDE COMPARATIVE DE LA VITESSE DE RÉGÉNÉRATION

On a souvent besoin de comparer d'une manière précise les résultats de différents auteurs concernant diverses espèces d'Amphibiens. Se basant sur les repères établis, il faut essayer d'identifier les stades décrits dans les travaux anciens d'après les figures et les descriptions. Mais les données pour beaucoup d'espèces manquent encore.

Chez le *Triton*, le premier travail précis est celui de MÜLLER (1897). Ses images correspondent souvent à des stades précisés par SATO. Il est curieux d'observer une plus grande lenteur de la régénération que dans les expériences de SATO. L'auteur ne précise pas l'espèce de *Triton*; il ne parle que de larves ayant 3 à 6 cm de longueur. Le stade 9 n'est atteint qu'en 18 jours seulement, alors que SATO l'observe après 10 jours déjà. Mais SATO (1930) obtient les stades dans un temps correspondant à celui de MÜLLER pour les larves de *Triton taeniatus* avant la métamorphose. Ces

TABLEAU IV.

Les temps de la régénération chez différents Urodèles, (en jours).

Espèce	Stade: 1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Triton taeniatus larve, Sato 1940	1–2	1–4	5	5–7	7	7	7–10	7–10	10	10–14	14–17	14–21	> 17
Triton cristatus larve, mihi	4–4	5–6	5–6	6–7	6–7	7–8	10	9–10	10–11	10–13	12–15	14–17	> 21
Triton, larve, Müller 1896	4	5	. 10 .		. 12 .		. 14 .		18	. 21 .		30	40
Triton taeniatus, larve, Sato 1930	7	—	10	—	—	14	—	17	—	19	21	—	—
Triton taeniatus, larve, Monroy 1937	14–17	—	9–17	—	. 9–17 .		. 9–17 .		14–17	—	14–17	—	—
Triton taeniatus, larve, avant métamorph., Monroy 1937	—	—	9	—	. 9–17 .		. 9–17 .		14–17	—	17	—	—
Triton taeniatus, adulte Monroy 1937	9	—	17	—	. 14 .		.14–17 .		17	—	17	—	—
Triton cristatus, adulte mihi	—	—	—	—	9	12	16	15–16	15–16	—	20–22	23	39
Diemyctilus pyrrh., larve, Sato 1940	1–5	5–7	7–10	8–12	8–12	9–12	9–15	12–15	12–15	15–21	17–27	21–30	> 25
Diemyctilus pyrrh., adulte, Sato 1940	—	7–14	14	14–16	14–18	16–18	16–18	18–21	25	25–35	30–40	> 40	—
Triturus viridis, adulte, Stone, Chace 1941	—	—	—	10	—	—	—	—	—	20	—	—	—
Triturus torosus, larve, Dinnean 1942	. 5 .		. 7 .		. 9–14 .		.	.14–24 .		.	24	27–50	—
Salamandra, larve Fischel 1900	—	—	10	—	21	30–36	46, 60	54, 60	70–120	73	89	>120	—
Salamandra, larve Sato 1930	14	21	21	—	—	—	29	—	—	36	—	—	—

différences sont probablement dues à la température à laquelle les animaux étaient maintenus.

Les six « Stufen » de SATO (1930) correspondent aux stades: I = 1, II = 3, III = 6, IV = 8-9, V = 10, VI = 11.

MONROY (1937) utilise les « Stufen » de SATO et maintient les animaux à la température de 15° à 18°. Les temps d'expériences sont seulement de 9, 14 et 17 jours, ce qui permet difficilement d'établir des tableaux comparatifs pour tous les stades. Pourtant l'auteur observe des différences dans la vitesse de régénération suivant l'âge de l'animal.

Pour *Triturus viridescens*, on trouve chez STONE et CHACE (1941) seulement deux temps reconnaissables: stades 4 et 10.

Pour *Triturus torosus*, DINNEAN (1942) ne donne malheureusement pas une assez nette distinction des stades.

Pour *Triturus* (= *Diemyctilus*) *pyrrhogaster*, SATO (1940), dans son travail fondamental, donne des chiffres pour tous les stades chez les larves et chez les adultes. On trouve une étude aussi de NAKAMURA (1935) montrant l'influence de la température sur la vitesse de régénération. Il divise les régénérats en six stades: I = 1-2, II = 3-4, III = 5, IV = 6-7, V = 8-10, VI = 11-13.

En ce qui concerne les larves nouvellement nées de *Salamandra maculosa*, on trouve dans le travail de FISCHEL (1900) assez d'indications et de figures pour se rendre compte de la vitesse de régénération. Les opérations ont été faites en hiver (l'auteur affirme qu'il n'y a pas de différence avec l'été !). La régénération est très lente. L'auteur donne des mesures de régénérats, mais établies malheureusement selon les jours et non selon les stades. SATO (1930) donne aussi quelques chiffres après l'ablation uni- et bilatérale du cristallin. J'indique dans le tableau les mesures dans le cas de l'ablation bilatérale, où la vitesse de régénération est, d'après l'auteur, plus grande.

Ces quelques rares données permettent malgré tout de voir la relation existant entre la vitesse de régénération et la parenté des animaux. Les larves de *Triton* ont la régénération la plus rapide; les temps de régénération de *Triturus* et *Diemyctilus* se rapprochent beaucoup. Une régénération très lente est observée chez *Salamandra*.

Ces différences et ce ralentissement de la vitesse de régénération suivant l'espèce et l'âge nous font penser à la possibilité d'un ralentissement tel que pratiquement il n'existerait plus de régénération.

L'absence de régénération ne serait pas due à une perte de la possibilité de régénérer mais à un ralentissement au-dessous d'un seuil. Par des moyens encore inconnus, il sera peut-être possible d'accélérer les processus se passant dans l'iris et d'amener ainsi à régénérer des espèces qui n'en sont pas encore capables. L'expérience de Sato (1930) montre la possibilité d'une telle accélération dans l'œil de *Salamandra*. L'implantation d'un morceau d'iris de *Triton taeniatus* ou de *Salamandra* dans l'œil de *Salamandra* accélère sensiblement la régénération du cristallin.

Törö (1931) a observé la formation du cristallin à partir de l'épithélium iridien cultivé *in vitro* et réimplanté dans un œil sans cristallin, chez le rat et le poulet (voir p. 497). La culture amènerait une « dédifférenciation » qui ne serait en ce cas qu'une accélération des possibilités de régénération.

V. ACTION EXERCÉE PAR LA RÉTINE

C'est la nature de la substance d'origine rétinienne que je me proposais d'étudier surtout, mais la technique d'étude s'est montrée très difficile et tout mon effort dans ce travail s'est limité à l'établissement d'une technique convenable. J'ai voulu avant tout augmenter le nombre assez faible des expériences prouvant l'action de la rétine.

1. Ablation de la rétine.

Ablation complète de la rétine. — Pour l'ablation de la rétine j'opère selon la technique de Wachs (1920). L'œil est ouvert au-dessus de l'iris à travers la peau et la sclérotique; la rétine et le cristallin sont expulsés par pression sur la cornée avec une baguette de verre dont la pointe est arrondie en boule. La cavité de l'œil est lavée au moyen d'une fine pipette avec de l'eau physiologique pour enlever les restes éventuels de rétine.

Le fait bien connu, étudié par Wachs, de la régénération de la rétine entraîne seulement un retard dans la régénération du cristallin. Le tableau V montre les temps de régénération pour des stades différents.

TABLEAU V.

Les temps de régénération après l'ablation de la rétine.

Jours	Nombre d'opérat.	Stade 1	2	3	4	5	6	7	8	9	11	13	Temps moyen
		6	5	10	1	10	6	3	3	1	6	4	
6	3	1	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1,7
7	12	5	4	3	.	.	.	.	.	.	.	.	1,8
8	9	.	.	7	1	1	.	.	.	.	.	.	3,3
10	15	.	.	.	.	9	3	2	1	.	.	.	5,7
11	5	.	.	.	.	.	3	1	1	.	.	.	6,7
13	1	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	8
14	1	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	9
16	6	.	.	.	.	.	.	.	.	.	6	.	11
30	4	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	4	13
	56	6,7	6,7	7,7	8	9,8	10,5	10,3	11,3	14	16	30	

TABLEAU VI.

La différence des temps dans la régénération normale et la régénération après l'ablation de rétine.

Stade	—c Jours	—r—c Jours	—c Moyenne de jours	—r—c Moyenne de jours	min./max. Différence	Moyenne Différence
1	4–5	6–7	4,3	6,7	1–3	2,4
2	5–6	6–7	5,1	6,7	0–2	1,6
3	5–6	7–8	5,7	7,7	1–3	2,0
4	6–7	8	6,2	8	1–2	1,8
5	6–7	8–10	6,7	9,8	1–4	3,1
6	7–8	10–11	7,2	10,5	2–4	3,3
7	10	10–11	10	10,3	0–1	0,3
8	9–10	11–13	9,9	11,3	1–4	1,4
9	10–11	14	10,1	14	3–4	3,9
10	10–13	—	11,7	—	—	—
11	12–15	16	13,5	16	1–4	2,5
12	14–17	—	15,1	—	—	—
13	>21	>30	21	30	—	—
			Différence moyenne . .		1,1–3,1	2,2

La différence des temps observée en comparant la régénération normale et la régénération après l'ablation de la rétine est de 1 à 3 jours, en moyenne de 2,2 jours. Cette différence est due au retard de la régénération au commencement de l'expérience; après, elle se

maintient régulièrement : c'est donc que la régénération continue ensuite à une vitesse normale (tableau VI).

Au bout de 2 à 3 jours, le régénérat de la rétine est pratiquement inexistant. Après 5 jours, on aperçoit seulement une prolifération de la *pars ciliaris retinae* (fig. 14). D'où vient alors l'action inductrice qui doit commencer à exercer son influence le 3e jour au plus tard ? Au moment où l'on peut croire à la reprise de l'action rétinienne, on se trouve au 6e jour et les stades 1 et 2 sont déjà atteints. Trois solutions peuvent être envisagées :

Fig. 14.
Régénération de la rétine 7 jours après l'ablation.

1. Une action faible provenant d'autres tissus que la rétine préparerait le commencement de la régénération. En faveur de cette hypothèse parle l'expérience de Mikami (1939) qui obtint l'induction embryonnaire du cristallin par le *tapetum nigrum*. Déjà Politzer (1936 *b*) avait observé une telle induction.

2. Les premiers stades (période de latence, stades 1 à 2) n'auraient pas besoin d'une action venant du dehors, ils résulteraient d'une réaction propre à l'iris. En faveur de cette supposition parlent les expériences d'Uhlenhuth qui obtint la dépigmentation après le déchirement de la membrane « protectrice ». La manière de voir d'Uhlenhuth (qu'il a abandonnée, d'après Mangold 1930) fut trop critiquée pour qu'on puisse y chercher la cause de la régénération. Cependant il n'est pas impossible que ce traumatisme provoque ou facilite un stade initial de la régénération, non spécifique mais suffisant pour permettre la régénération induite ensuite par la rétine. Törö (1932) suppose aussi qu'une altération initiale dans l'œil peut amorcer la régénération.

3. Les vestiges de la rétine suffiraient à provoquer le commencement de la régénération. Le 6e jour, l'action de la rétine régé-

nérée reprend et conditionne la suite de la régénération du cristallin.

Quoi qu'il en soit, les stades initiaux de la régénération jusqu'à la formation des fibres n'ont pas besoin de grandes quantités d'inducteur. Les expériences dont je parlerai plus loin l'ont montré. Le cours normal de la régénération, après 6 ou 7 jours, indique que le petit régénérat de rétine, dont les couches ne sont pas encore entièrement différenciées, produit assez de substance inductrice pour une régénération normale. Quand les fibres commencent à se former (après le 8e jour), le régénérat de la rétine est déjà grand et différencié.

Pour l'étude de l'activité d'autres corps ou substances mises dans l'œil après l'ablation de la rétine et du cristallin (—*r* —*c*), il faut choisir un temps pour lequel un régénérat de cristallin en présence de la rétine (ou du système actif) soit beaucoup plus différencié qu'en l'absence de la rétine [1]. En 1941, j'ai fait des expériences durant 10 jours (stades 4 à 6 chez (—*r* —*c*), stades 7 à 10 chez (—*c*)). Cette année, je ne les ai laissé durer que 7 jours, ce qui a des avantages: le régénérat de la rétine n'est presque pas encore développé, ce qui permet d'identifier les restes éventuels de rétine; les implantats de différentes substances ou tissus dans l'œil ont plus de chance de se conserver et d'agir tout le temps. Le régénérat du cristallin après (—*r* —*c*) est aux stades 1 à 3 (dépigmentation), tandis que dans (—*c*) il est aux stades 5 à 6 (vésicule distincte).

Ablation incomplète et réimplantation de la rétine. — Le retard de régénération après (—*r* —*c*) pourrait être dû au traumatisme, mais les expériences de contrôle montrent que ce n'est pas le cas.

Dans quelques cas, l'ablation de la rétine n'était pas complète; un petit fragment en restait dans l'œil. La régénération était alors normale ou présentait un retard beaucoup moindre (voir tableau VII *a*).

Tableau VII *a*.

Régénération avec restes de rétine.

Stades	7	8	9
10 jours	4	1	.
11 »	.	.	1

[1] Absence de rétine et de cristallin = (—*r* —*c*); absence de cristallin = (—*c*).

Aussi concluante est l'expérience de la réimplantation de la rétine. La rétine est aspirée après son ablation par une fine pipette et remise en place par l'ouverture de la plaie. Elle se replie sur elle-même en formant un amas dans un coin de l'œil (fig. 15). Les cellules restent vivantes et il n'y a pas de signe de dégénérescence. Au contraire, les bords de la rétine se soudent par un régénérat à la partie ciliaire de l'iris. Dans quelques cas, on peut observer la régénération du nerf optique à partir de l'implantat qui se rattache au reste du nerf optique.

Fig. 15.
Rétine réimplantée dans l'œil. En plus du régénérat normal, deux régénérats supplémentaires se sont formés: C1 dans la plaie de la *pars ciliaris*, C2 à partir de la rétine implantée.

Le tableau VII *b* montre nettement l'action de la rétine réimplantée. La vitesse de la régénération est presque normale. C'est une preuve suffisante pour démontrer l'action de la rétine.

Tableau VII *b*.

Régénération après réimplantation de la rétine.

Jours	Nombre d'opérations	Stades 1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
6	12	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.
7	14	.	1	3	5	3	2	.	.	.	.
10	4	.	.	.	.	.	1	.	1	2	.
12	3	.	.	.	.	.	.	1	.	1	1

Néanmoins le retard observé dans quelques cas peut avoir plusieurs causes. Il faut penser à la répartition du principe actif dans l'œil dépourvu de cristallin, étudiée par Mikami (1941). Il a trouvé un gradient pour lequel l'action la plus forte est au milieu et en arrière de la pupille. Elle serait plus faible à proximité de la rétine

et minime dans la chambre antérieure. Les causes de cette distribution du principe actif émis par la rétine sont mystérieuses. Peut-être la diffusion à travers l'humeur vitrée pourrait-elle intervenir. Quoi qu'il en soit, d'après ces expériences, on peut, semble-t-il, expliquer le retard de la régénération après la réimplantation de la rétine. Il serait dû à un dérangement du gradient d'activité. La même cause pourrait être invoquée quand la position de la rétine n'est pas normale par rapport à l'iris.

Quand la position de la rétine réimplantée est bonne, elle tourne sa partie interne vers l'iris et la vitesse de régénération est presque normale (en 7 jours stades 5 à 6). Quand la rétine réimplantée, enroulée sur elle-même, tourne sa partie externe vers la pupille, le régénérat de cristallin est peu développé ou presque nul (expérience 228 *d* 1941). La sécrétion du principe actif par la rétine serait donc localisée à sa face interne. Ikeda (1937), cité d'après Mikami (1939, p. 251), a observé que l'action rétinienne est efficace seulement dans la direction du *tapetum*.

2. Greffe de l'iris sur le front.

La régénération de la rétine après son ablation ne permet pas d'obtenir une suppression définitive de la régénération de Wolff dans l'œil. Un isolement de l'iris ne pourrait être réalisé que par sa transplantation en dehors de l'œil. Wachs (1914), Monroy (1939), Ikeda (1935, 1936 *a*) l'ont fait et ce dernier a montré qu'un morceau d'iris ainsi transplanté peut reconstituer un petit œil en régénérant la rétine. L'absence de régénération dans l'iris explanté et sa réalisation en présence de rétine ont été observées mais les expériences effectuées dans ce but sont rares. Je les ai refaites et je complète ici les résultats relatés dans une note préliminaire en 1941.

Transplantation de l'iris et de la cornée. — J'ai fait la greffe de l'iris entier sur le front. Toute la chambre postérieure fut découpée (cornée et iris jusqu'à la *pars ciliaris*) et nettoyée des parcelles de rétine pouvant éventuellement y adhérer. Seule, la partie iridienne de la rétine resta plus ou moins entière sur le greffon. Une courte incision sagittale fut faite au milieu du

front, commençant entre les deux yeux et se prolongeant caudalement; la peau fut soulevée avec une anse de platine pour faire de la place et si nécessaire pour enlever quelques muscles dorsaux. La partie découpée de l'œil fut mise dans la fente, le bord supérieur de l'iris à gauche. Les lambeaux de peau recouvrent les bords du greffon et le tiennent ainsi en place. La liaison entre la peau et le bord du greffon s'établit déjà le premier jour.

La cornée resta bombée et transparente faisant une petite saillie sur le front. L'iris garda son pigment doré et en dix jours

Fig. 16.
Greffe de l'iris avec la cornée sur le front, au bout de 40 jours.

la circulation du sang fut rétablie dans le grand vaisseau entourant la pupille. Celle-ci se contracte beaucoup mais reste ouverte ou se couvre de cellules pigmentaires émigrées du *stroma iridis*. Cette émigration de cellules pigmentaires se fait probablement toujours après une absence prolongée du cristallin. Elle fut observée par Alberti (1921) chez les Anoures, après extraction du cristallin qu'ils ne peuvent plus régénérer, et par Politzer (1936) après la destruction du cristallin par les rayons X.

La régénération de la rétine commence dans la troisième semaine. Les préparations de 10 jours ne la montrent pas encore; celles de 21 jours possèdent souvent des régénérats différenciés en couches, entourant les bords du greffon et n'atteignant pas les bords

de la pupille. Le régénérat de la rétine part de la partie ciliaire et se replie vers le centre (fig. 16). Pourtant ses bords n'arrivent à s'y rejoindre qu'après un ou deux mois. Le *tapetum nigrum* progresse en même temps que la rétine.

Le régénérat de rétine provenant de la partie inférieure de l'iris est en général le plus grand. Souvent il est développé seulement de ce côté. Le fait a pu être observé aussi dans (—*r* —*c*), mais je croyais que la plaie coupant la partie supérieure de l'œil en était la cause. Peut-être la partie inférieure de l'œil a-t-elle une capacité

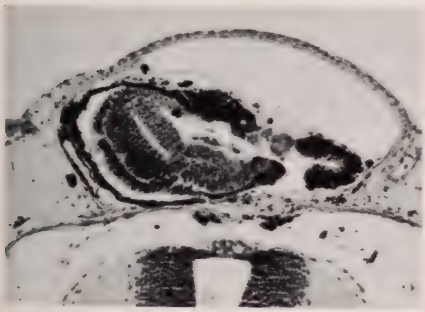


Fig. 17.
Greffe de l'iris avec la cornée sur le front, après 21 jours. La rétine régénère à partir de la partie inférieure de l'iris seulement; régénérat du cristallin au stade 4.

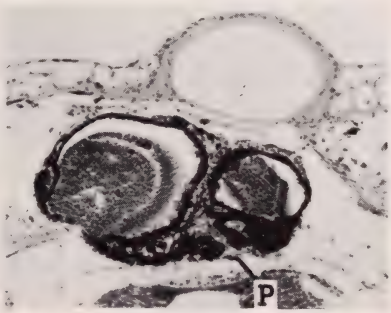


Fig. 18.
Greffe de l'iris avec la cornée sur le front, après 31 jours. Le régénérat de la rétine forme un bourrelet au-dessus du niveau de la pupille P.

plus forte de régénérer la rétine, contrairement à ce qui se passe pour la régénération de Wolff ? En tout cas, le régénérat de la rétine inférieure possède aussi la capacité inductrice. L'expérience 58/1942 (fig 17) montre une belle régénération du cristallin en l'absence complète du régénérat rétinien supérieur.

Du tissu conjonctif sépare, dans la plupart des cas, l'iris du régénérat rétinien. Souvent, d'autre part, la partie périphérique de l'iris qui engendre le régénérat forme un bourrelet au-dessus du plan de la pupille, laquelle se trouve ainsi isolée du régénérat rétinien (fig. 18).

Le tableau VIII *a* montre le nombre de régénérations du cristallin dans ces expériences. Après 21 jours, il n'y a que deux cas évidents. L'absence de régénération dans les autres cas est due aux positions du régénérat de rétine décrites plus haut.

Après 60 jours, les régénérats rétiniens reconstituent presque un œil et le régénérat du cristallin atteint les stades 10 et 11 dans deux cas. Mais, dans deux autres cas, pour des causes inconnues, il n'a pas eu régénération.

TABLEAU VIII.

a) *Régénération dans la greffe de l'iris sur le front.*

Jours	Nombre d'opérations	Stades 0	1	2	3	4	5	9	10	11	12	13
10	3	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
21	15	11	2	.	1	1	.	.	.	.	.	.
31	4	4	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
40	3	1	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.
61	4	2	.	.	.	.	.	.	1	1	.	.
	29											

b) *Régénération dans la greffe de l'iris et de la rétine sur le front.*

Jours	Nombre d'opérations	Stades 0	1	2	3	4	5	9	10	11	12	13
10	4	4	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
15	4	1	.	1	2	.	.	.	.	.	.	.
21	8	2	.	.	1	1	.	.	1	1	2	.
22 : 14	5	2	.	.	2	.	.	.	.	1	.	.
61	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2
	23											

c) *Régénération dans la greffe de l'œil entier sans cristallin sur le front.*

Jours	Nombre d'opérations	Stades 0	1	2	3	4	5	9	10	11	12	13
11	1	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.
14	1	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.
21	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
22	4	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	4
	7											

Transplantation de l'iris avec un fragment de rétine. — Tandis que l'iris transplanté seul ne régénère pas de cristallin tant que le régénérat de rétine ne vient

pas se placer sous la pupille, l'iris transplanté avec un fragment de rétine devrait régénérer normalement.

L'opération réalisée est la même que précédemment, mais le greffon est placé avec un morceau de rétine en dessous de l'iris et de la pupille, à l'endroit préparé. Si la rétine reste en place, il se produit une belle régénération du cristallin. Pourtant elle présente un retard très prononcé par rapport à la régénération normale (tableau VIII *b*). On pourrait l'expliquer par les conditions anormales dues à la transplantation.

L'absence de circulation ou un traumatisme ne peuvent pas en être la cause car les morceaux d'iris implantés dans l'œil régénèrent à une vitesse normale (Sato 1930). Les conditions de transplantation et d'isolement du système nerveux sont les mêmes dans un œil entier transplanté et pourtant celui-ci régénère à une vitesse normale (tableau VIII *c*). Il est alors difficile de trouver une explication suffisante du retard observé. De nouvelles recherches seraient nécessaires. On pourrait se baser sur les travaux de Mikami relatifs à la distribution spatiale du principe actif dans l'œil.

3. Implantation de différents tissus et substances.

Les deux méthodes décrites démontrent une fois de plus que la rétine est nécessaire à la régénération. Nous sommes donc en possession de deux méthodes pour l'analyse de la substance inductrice: l'ablation de la rétine et du cristallin (—*r* —*c*), et la greffe de l'iris avec la partie antérieure de l'œil sur le front (*i*+*co* s. fr.). Toute substance ou organe actifs que l'on implante dans (—*r* —*c*) ou en dessous de (*i*+*co* s. fr.) doit provoquer la régénération du cristallin et, dans le premier cas, une régénération aussi rapide que celle de l'œil normal sans cristallin.

L'implantat doit rester tout le temps en place et ses rapports avec l'iris doivent être conservés. Si alors la régénération fait défaut, on pourra conclure à l'inactivité de l'implantat et, dans le cas inverse, à son activité. Néanmoins on peut s'attendre à des absences de régénération dues à des causes inconnues; seul, un grand nombre d'expériences donnant des résultats statistiques permettrait une interprétation.

Malheureusement, les tissus vivants provenant d'autres espèces ou même d'un *Triton* adulte ne restent pas intacts, mais sont

résorbés ou expulsés. Ainsi on ne peut pas juger de leur activité. Dans (—*r* —*c*) ils restent encore quelquefois, mais dans (*i*+*co* s. fr.) ils disparaissent toujours. Aussi cette dernière méthode est-elle inutilisable. Les substances implantées, solidifiées dans l'agar-agar à 2,5%, restent présentes dans (—*r* —*c*) mais elles sont, dans la plupart des cas, expulsées dans (*i*+*co* s. fr.); si elles restent en place, elles sont enveloppées de tissu conjonctif et entourées de leucocytes, ce qui les isole complètement de l'iris.

La rétine de *Triton cristatus* adulte implantée dans (—*r*—*c*) se ratatine comme celle de la larve et reste vivante dans l'œil. Son action est aussi forte que celle de la rétine larvaire (voir tableaux IX *a* et *b*).

L'implantation en dessous de (*i*+*co* s. fr.) est faite 7 jours après la transplantation de (*i*+*co*) (comme dans toutes les expériences de même genre qui suivent); on attend pendant 14 jours (21 jours en tout). L'implantat est résorbé dans la plupart des cas ou alors on n'en trouve que des restes. Dans un cas, le régénérat atteint le stade 11 (nº 283/1942), mais la rétine implantée a disparu et il existe à sa place un très fort régénérat de rétine qui est probablement la cause de la régénération.

Les différents tissus implantés qui sont résorbés laissent ainsi apparemment la place à la rétine en cours de régénération, laquelle peut arriver au-dessous de la pupille. En cas de transplantation de (*i*+*co*) seul, le régénérat de rétine ne trouve pas assez de place pour s'étaler rapidement, la place étant prise par le tissu conjonctif de l'hôte.

La rétine de Crapaud (*Bufo vulgaris*) a disparu dans plusieurs cas. Dans d'autres, il reste de petits fragments histolysés (fig. 19). Seul le nº 159 *d*/1942 présente encore un beau morceau peu histolysé et son régénérat de cristallin atteint le stade 5. Mais il est possible que la rétine de l'hôte n'ait pas été entièrement enlevée. Le régénérat de cristallin est bien développé aussi dans d'autres cas et notablement plus que dans (—*r* —*c*). Puisque l'implantat a été résorbé, on peut admettre qu'il a été actif avant sa résorption, amenant ainsi un début de régénération, continué grâce à l'action du régénérat de rétine. La greffe en dessous de (*i*+*co* s. fr.) donne des résultats négatifs, l'implantat ayant disparu dans tous les cas.

La rétine de Bœuf, greffée dans (—*r* —*c*), disparaît

dans la plupart des cas; dans un seul cas, il y eut quelques résidus difficiles à identifier. Les résultats positifs (voir tableau IX) parleraient en faveur d'une action analogue à celle de la rétine de Crapaud. Mais, dans plusieurs cas, on put observer un petit fragment de la rétine de l'hôte mal enlevée, ce qui fait douter des résultats. Dans la greffe sous (*i*+*co* s. fr.), l'implantat a disparu dans tous les cas.

De la rétine de larve, séchée à l'air, à la température de la chambre, il ne subsiste, dans tous les cas, que de petits vestiges. Le tableau indique une certaine activité, moins nette pourtant que celle de la rétine vivante. Dans (*i*+*co* s. fr.), le greffon disparaît toujours.

Fig. 19.
Implantation de la rétine de crapaud dans l'œil privé de rétine et de cristallin; petit reste de l'implantat (R1). La rétine régénérée forme un régénérat de cristallin (C1) dans la partie inférieure de l'œil.

La rétine de larve, plongée dans l'eau à 60° pendant 1 minute, peut être retrouvée dans la préparation chez (—*r*—*c*), surtout ses parties fibreuses. On note une absence nette de l'action inductrice.

La rétine de larve, fixée dans l'alcool à 75°, disparaît toujours une fois greffée sous (*i*+*co* s. fr.).

Le corps vitré de Bœuf, séché dans le vide, à 40°, reste bien conservé dans l'œil de l'hôte, mais n'agit pas. (Le corps vitré sec est utilisé sous forme de petites lamelles qu'on découpe en carrés.) Sous (*i*+*co* s. fr.), il se conserve quelquefois, mais les conditions spatiales ne permettent pas de juger de son action. Le (*i*+*co*) est endommagé par l'implantat et en voie de dégénérescence.

Le foie de la larve de Triton ne peut pas être inducteur car, d'après les expériences de Mikami (1941), il empêche la régénération. Le foie implanté sous (*i*+*co* s. fr.) se glisse dans plusieurs cas en bonne place, sous la pupille, sans provoquer la régénération.

Tableau IX.

a) *Ablation de la rétine et du cristallin (—r —c) et réimplantation de différents tissus et substances.*

Genre d'expérience	Jours	Nombre d'opérat.	Impl. prés.	Négatif ? Positif — Stades 0-1	2	3	4	5	6
—c	7	14	—	.	.	.	1	4	9
—r —c	7	12	—	5	4	3	.	.	.
—r —c +r	7	14	14	.	1	3	5	3	2
—r —c +r T. adulte	7	11	11	.	1	4	1	4	1
—r —c +r *Bufo*	7	15	6	.	1	4	7	3	.
—r —c +r Bœuf	7	13	1	.	2	6	1	2	2
—r —c +r 60° 1 min.	7	12	11	6	3	2	1	.	.
—r —c —c vitré Bœuf	7	11	11	.	5	4	1	.	.
—r —c +glutathion	7	7	7	7	.	.	.	.	.
—r —c +acide nucléique	7	12	12	12	.	.	.	.	.
—r —c +hétéro-auxine	7	10	10	9	1	.	.	.	.
—r —c +méthylcholanthrène	7	11	11	11	.	.	.	.	.
—r —c +benzopyrène	7	12	12	12	.	.	.	.	.
—r —c +dibenzanthracène	7	13	13	13	.	.	.	.	.
—r —c +aminoazotoluol	7	20	20	12	7	1	.	.	.
		195	147						

b) *Greffe de l'iris et de la cornée et de différents tissus et substances sur le front (i+co* s. fr.*).*

Genre d'expérience	Jours	Nombre d'opérat.	Stades 0-1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
i+co s. fr.	21	15	13	.	1	.	1	.	.	.	.	.	.	.
i+co+r s. fr.	21	8	2	.	1	1	.	.	.	.	.	1	1	2
i+co+r T. adulte	21:14	13	8	.	1	.	.	1	1	1	.	.	1	.
i+co+r Bufo	»	7	5	.	.	1	1	.	.	.	.	.	.	.
i+co+r T. adulte sèche	»	9	9	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
i+co+r 60° 1 min.	»	14	8	.	1	2	1	1	.	1	.	.	.	.
i+co+r alcool 95°	»	9	7	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
i+co+r Bœuf sèche	»	8	7	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.
i+co+c vitré Bœuf	»	10	9	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.
i+co+cystine	»	10	9	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.
i+co+acide nucléique	»	5	5	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
i+co+pepsine	»	4	4	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
i+co+lécithine	»	4	4	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
i+co+benzopyrène	»	5	5	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
i+co+dibenzanthracène	»	4	4	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
i+co+méthylcholanthrène	»	9	9	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
i+co+aminoazotoluol	»	5	5	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
i+co+foie T. larve	»	11	7	.	1	.	.	.	.	2	.	1	.	.
		150												

Diverses substances, connues comme inductrices de la plaque neurale ou cancérigènes, ont été implantées, après avoir été enrobées dans l'agar selon les indications de WADDINGTON (1938). Par exemple, le dibenzanthracène (2 mg dissous dans 1,5 cc d'acétone chaud, plus 1 cc de solution physiologique et 2 cc d'agar à 5% chaud). La substance précipite dans le mélange qui est versé encore chaud dans une boîte de Pétri puis refroidi, enfin découpé en cubes d'environ 1 mm³. Les cubes sont laissés à l'air (pour l'évaporation de l'acétone) puis implantés dans l'œil. Ils contiennent environ 0,2 γ de la substance.

Les expériences ont été faites avec les substances suivantes: Glutathion, acide nucléique, hétéro-auxine, méthylcholanthrène, benzopyrène, dibenzanthracène, aminoazotoluol, pepsine, lécithine.

Aucune de ces substances ne s'est montrée active dans les expériences (—*r* —*c*). Les implantats sont restés cependant à la place la plus favorable pour provoquer la régénération. Dans les expériences (*i*+*co* s. fr.) les implantats ont été expulsés, ou déplacés loin de l'iris, ou entourés de cellules conjonctives ou de leucocytes, ce qui ne permet aucune conclusion sur leur activité.

Il est difficile d'admettre que toutes ces substances soient des inducteurs spécifiques pour la plaque neurale et non pour le cristallin. Il est plus probable qu'elles n'agissent pas directement sur l'organisme mais plutôt comme un stimulant provoquant dans le tissu embryonnaire la formation du véritable inducteur. En tout cas, l'œil larvaire et adulte n'est plus capable d'être influencé par ces stimulants, et il est possible que seule la substance rétinienne puisse provoquer la régénération du cristallin.

VI. CAPACITÉ RÉGÉNÉRATRICE DE L'IRIS «LINSENPOTENZ»

1. Bibliographie.

Depuis la découverte de la régénération de Wolff, on se demande pourquoi c'est le bord supérieur de l'iris qui régénère. On a d'abord supposé que la pesanteur en était la cause, mais les expériences montrèrent bientôt qu'il n'en était rien. SATO (1930, 1933, 1935) eut le grand mérite d'étudier la question à fond. Il

montra le rôle de la fente embryonnaire de l'œil, au côté opposé de laquelle se trouve toujours le lieu de la plus forte régénération. De plus, il découvrit l'existence d'un gradient qui s'étend sur le bord de l'iris de haut en bas vers la gauche et vers la droite. Mikami (1941) confirma le fait et observa un autre gradient passant du bord de l'iris vers sa périphérie.

Pour interpréter leurs expériences, Sato et Mikami se basent sur le pourcentage de régénération (ou de suppression de la régénération) plus que sur la grandeur relative et l'organisation des régénérats formés. Par exemple, ils disent qu'il existe un gradient entre la partie supérieure de l'iris qui régénère toujours et la partie inférieure qui ne régénère jamais; les parties intermédiaires régénèrent dans un certain pourcentage de cas. Mais on peut se demander si une diminution de capacité régénératrice se traduit par une bonne régénération dans certains cas et par un défaut de régénération dans d'autres ?

Si la capacité de régénération décroît, cette décroissance devrait, dans tous les cas, se traduire par une formation plus lente ou plus incomplète des régénérats. Les résultats semblent, au contraire, indiquer que certaines régions de l'iris (provenant de différents animaux) possèdent une bonne capacité régénératrice, alors que d'autres n'en ont aucune. Il n'y aurait donc pas de gradient, mais la quantité de tissu capable de régénérer serait individuellement différente. La grandeur relative des régénérats et leur degré de différenciation (d'après les stades repères) pourraient seuls révéler l'existence d'un gradient. Cependant les causes du manque de régénération devraient encore être étudiées. Il convient de noter que les chiffres de Mikami (1941) sur la grandeur relative des régénérats formés indiquent malgré tout la possibilité d'existence d'un gradient.

Dans quelles autres parties de l'œil la régénération est-elle également possible ? Fischel (1900) parle de lentoïdes produits par la partie rétinienne de l'iris et d'autres englobés dans la rétine elle-même. Törö (1932) trouve aussi des lentoïdes dans la rétine, mais on ne peut pas parler d'une régénération typique. Toutefois, certaines cellules (lesquelles ?) de la rétine peuvent se transformer en fibres de cristallin dans des conditions particulières (lésion).

Okada (1935) fait une incision dans la partie distale de l'iris, aux alentours de la *pars ciliaris*; il maintient la plaie ouverte par

l'insertion d'un morceau de cornée. Un cristallin supplémentaire se forme du côté rétinien de la plaie. Si la plaie se trouve dans la *pars ciliaris*, c'est le bord rétinien de l'iris qui régénère. La rétine elle-même ne serait pas capable de régénérer.

2. Observations personnelles.

Après de multiples expériences effectuées dans des buts variés, les coupes microscopiques m'ont permis d'observer divers lieux de régénération.

a) Un régénérat supplémentaire se forme, si la plaie reste ouverte, à partir du bord rétinien de l'iris, dans les nombreuses expériences où j'ai ouvert l'œil par le dessus pour sortir la rétine et le cristallin (fig. 15). Il est moins développé que le régénérat normal, mais typique. Ainsi les expériences d'Okada sont confirmées.

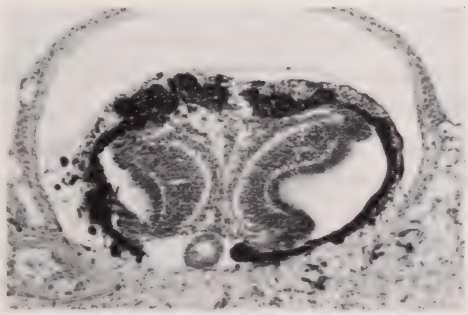


Fig. 20.
Formation du régénérat de cristallin à partir de la rétine et du *tapetum* régénérés dans une greffe d'iris avec cornée sur le front.

b) Un cristallin supplémentaire peut se former à partir du régénérat de rétine. Dans les greffes d'iris et de cornée sur le front (*i*+*co* s. fr.), la rétine régénère tardivement en partant du bord externe de l'iris. Le *tapetum* régénère en même temps en l'accompagnant jusqu'au bout libre où se trouve un repli. C'est la transition entre la rétine et le *tapetum*. Cet endroit engendre dans plusieurs cas un régénérat parfait qui n'est pas moins développé que celui du bord de l'iris (fig. 20).

c) J'ai trouvé des lentoïdes épithéliaux, sans fibres, partant d'un pli de la rétine ou de son régénérat dans des expériences de 7 et 10 jours chez (—*r* —*c*), (—*r* —*c* +autres tissus), (—*r* —*c* +*r*). Ils ont la forme et l'allure d'une vésicule de stade 4 sur une coupe; mais souvent, en examinant toutes les coupes, on trouve que ce

sont en réalité de longs plis ou des trabécules reliant une partie de l'œil à l'autre, partant d'habitude de la partie rétinienne de l'iris et aboutissant à la rétine. Il est souvent difficile d'établir leur provenance: font-ils partie de la rétine ou de l'iris ? On peut les trouver dans la partie rétinienne de l'iris du côté supérieur (nº 133/1941); ou partant d'un pli de la rétine implantée (fig. 15, nº 95/1941); ou plus rarement dans la partie inférieure de l'œil partant d'un pli du régénérat rétinien (fig. 19, nº 160/1942).

Il est difficile de savoir si ce sont de véritables régénérats ou seulement des essais de régénération abortifs. Dans aucun cas, je n'ai pu observer la formation de fibres, mais ces lentoïdes sont faciles à distinguer de la rétine. Ils sont toujours orientés vers la chambre postérieure de l'œil. Jamais je n'en ai trouvé dans l'épaisseur de la rétine implantée, bien qu'elle présentât beaucoup de plis.

Il est à remarquer que le point de départ de la régénération est toujours un pli déjà existant. Ceci est surtout visible dans la rétine implantée. Déjà Fischel (1903) notait le rôle d'un pli dans la régénération. Une bonne régénération est seulement possible dans le cas où le pli est formé du feuillet rétinien et du feuillet externe. Ces conditions sont réalisées dans l'iris à l'endroit normal (les deux feuillets de l'iris), dans la plaie (feuillet externe de l'iris contre la partie rétinienne de l'iris ou *pars ciliaris*) ou au bord du régénérat de la rétine (rétine contre *tapetum*). Par contre les plis formés par un seul tissu ne donnent jamais un cristallin parfait mais seulement des lentoïdes.

VII. ACTION DU CRISTALLIN

1. Bibliographie.

J'ai passé en revue toutes les expériences connues qui pourraient expliquer le mécanisme de la régénération de Wolff après l'ablation du cristallin. Demandons-nous maintenant pourquoi ce mécanisme n'agit pas quand le cristallin est en place. Si l'absence de traumatisme en était la cause, il n'y aurait naturellement jamais de régénération dans l'œil normal. Or on sait que le traumatisme ne joue aucun rôle. Reste donc l'hypothèse de Spemann (1905) selon laquelle la substance émise par le cristallin empêcherait l'action de

la substance rétinienne. Actuellement, on peut considérer comme certaine l'existence de cette substance rétinienne, établie par de nombreuses expériences. Il n'en est pas de même pour la substance du cristallin que plusieurs auteurs n'admettent pas, préférant faire intervenir une action purement mécanique: le cristallin, par sa pression sur l'iris, empêcherait la régénération.

Action mécanique. — Si la pression était la cause de l'inhibition, un simple déplacement du cristallin vers l'intérieur de l'œil devrait permettre la régénération. Fischel (1900) a obtenu, après une telle expérience, un petit régénérat douteux constitué par une vésicule incolore près du bord de l'iris. L'expérience étant difficile à réussir, Wachs (1914) a préféré réimplanter un cristallin dans l'œil (après son ablation). Souvent les cristallins réimplantés, étant plus petits, laissent une place libre près de la pupille. Quand le cristallin réimplanté prend la place normale du cristallin et exerce une pression sur l'iris, il n'y a jamais de régénération. D'où la conclusion de l'auteur relative à la nécessité de la place libre pour la régénération; ce n'est cependant pas là le facteur principal.

Spirito et Ciaccio (1931) mettent un morceau d'argent entre l'iris et le cristallin. Dans la place libre subsistant des deux côtés de ce corps étranger, il se forme un régénérat.

Ciaccio (1933) insère dans la pupille une lamelle de celluloïde, la divisant ainsi en deux parties. Dans l'espace libre de chaque compartiment se forme un régénérat, dont la grandeur est proportionnelle à la grandeur de l'espace disponible. Ainsi, les régénérats peuvent se former à gauche et à droite du bord supérieur de l'iris lorsque la lamelle est placée verticalement et appuie sur le bord supérieur. Quand la lamelle est placée obliquement ou horizontalement, un des régénérats peut même se former à partir de la partie inférieure de l'iris.

L'action de la pression qui est mise en évidence par ces expériences n'a pas pu être confirmée par l'implantation de corps étrangers dans l'œil. Dans les expériences connues de Fischel (1903), des boulettes de pain et de pomme de terre implantées n'ont pas empêché la régénération. Mais une cornée implantée occupant toute la pupille et couvrant une partie de l'iris, a pu inhiber le processus.

Wachs (1914) a mis dans l'œil des cristallins fixés dans l'alcool ou emparaffinés. Dans aucun cas, ils n'ont empêché la régénération,

mais celle-ci fut cependant retardée. Mikami (1941) a pu obtenir, dans plusieurs cas, une suppression complète de la régénération après implantation de tissu de foie ou de cœur.

Action chimique. — L'hypothèse de Spemann, développée par Wachs (1914), sur l'action inhibitrice du cristallin suppose qu'une inhibition totale est exercée par la présence du cristallin dans l'œil, à cause de la sécrétion d'une substance neutralisant la substance rétinienne. Les expériences ont montré que tel n'est pas le cas, ce qui a amené beaucoup de chercheurs à nier cette action chimique. Par contre, toute tentative d'inhibition mécanique a échoué. Dans les cas d'inhibition, l'iris était entièrement isolé du reste de l'œil, surtout de la rétine. Dans d'autres cas, il y avait un retard dans la régénération, ou une régénération incomplète.

Kesselyak (1936) explique le retard (formation d'une vésicule épithéliale à la place du cristallin avec fibres) après l'implantation de cristallins emparaffinés, soit par la possibilité d'une régénération indépendante jusqu'à ce stade après lequel aurait lieu l'inhibition par l'implantat, soit par le fait que le corps implanté empêcherait un afflux suffisant de la substance rétinienne: « L'action rétinienne, empêchée spatialement (räumlich gehindert), pourrait suffire pour déclencher la régénération mais elle serait trop faible pour stimuler constamment la différenciation et la croissance. » L'action du cristallin serait donc purement chimique.

Un cristallin en voie de dégénérescence n'est plus capable d'empêcher la régénération d'après les expériences de Wachs (1914) et Dinnean (1942). Ceci conduirait à penser que son action serait due à des processus vitaux s'effectuant dans le cristallin. Par contre, d'après Ikeda et Kojima (1914), le cristallin en voie de dégénérescence et histolysé aurait encore le pouvoir inhibiteur. Mais les chiffres montrent seulement un retard de régénération en présence de tels cristallins et jamais une inhibition absolue. Ikeda et Amatatu (1941) notent l'absence de régénération après l'implantation du cristallin, s'il reste normal, mais sa réalisation, souvent avec retard, si le cristallin est blessé.

Un fragment d'iris implanté dans l'œil sans cristallin régénère presque toujours un cristallin; implanté dans un œil normal, il ne régénère pas (Wachs 1914). Comme ce fragment est libre dans le corps vitré et ne subit aucune pression, une action inhibitrice chimique paraît seule probable. Mikami (1941) a pourtant obtenu,

à partir de l'iris implanté dans l'œil larvaire intact, un régénérat sur 31 expériences.

Par la méthode d'implantation de fragments d'iris dans l'œil, Sato (1935) a essayé de déterminer le moment où commence l'action inhibitrice du régénérat de cristallin. Il implantait des fragments d'iris à différentes époques après l'enlèvement du cristallin. Un fragment implanté plus de 7 jours après ne peut plus régénérer. A ce moment, dans le régénérat de l'hôte, les fibres commencent à se différencier et 4 jours plus tard il y a un beau centre fibreux. On ne peut pas préciser si l'inhibition se fait sentir tout de suite ou 4 jours après, parce que les pièces ayant été fixées assez tard les différences initiales dans l'iris implanté ont pu disparaître. L'auteur pense que l'action inhibitrice commence seulement quand les fibres du régénérat de l'hôte sont assez développées et forment un centre fibreux (stades 11 à 12). Le chimisme des fibres provoquerait alors l'inhibition.

Mikami (1941), au contraire, n'a jamais observé, chez *Triturus pyrrhogaster*, une inhibition de la régénération dans l'iris implanté; toutefois, cette dernière diminue avec l'âge du régénérat de l'hôte. Il en serait de même après l'implantation de régénérats de différents stades dans l'œil sans cristallin. On pourra constater, après l'exposé de mes propres résultats, que cette dissemblance de résultats est probablement due à la différence entre les grandeurs de l'œil de la larve de *Triton* et de celui de *Triturus* adulte. La dimension de la chambre postérieure dans ce dernier est beaucoup plus grande et l'iris implanté peut se trouver assez éloigné du cristallin pour ne pas subir son action inhibitrice. Mikami lui-même constate que: « Complete suppression is found... (when) iris piece was in close contact with the developing lens... » ou si « ... the dorsal edge of the host iris was closely attached by the grafted lens... »; en plus « ... the lens effect gradually decreases towards the surroundings... »

Ikeda et Kojima (1940) montrent, dans un grand nombre d'expériences, que l'inhibition est totale après l'implantation d'un cristallin sain, reprenant la place du cristallin enlevé. Mais elle est plus faible si le cristallin implanté se trouve éloigné de l'iris ou s'il est en voie de dégénérescence. La pression n'a aucune influence. L'action du cristallin n'est pas spécifique. Le cristallin de *Triturus ensicauda* peut inhiber la régénération chez *T. pyrrhogaster* et inversement. Le cristallin de *Bombinator orientalis* inhibe la régéné-

ration chez *T. pyrrhogaster* s'il reste intact dans l'œil. Avec l'âge du régénérat de l'hôte, l'activité inhibitrice du cristallin implanté diminue. L'action rétinienne serait donc neutralisée par le cristallin. Il faudrait qu'elle soit forte pour produire le début de la régénération, moindre quand celle-ci est déjà en train; cette action ne serait plus nécessaire à partir du moment où les fibres sont formées. Cela expliquerait la diminution de l'inhibition exercée par un cristallin implanté dans l'œil, à mesure que celui-ci possède un régénérat plus âgé.

L'implantation du cristallin se fait par une plaie de la cornée et beaucoup d'implantats sont expulsés. Le cristallin implanté, passant par la pupille, peut alors endommager le régénérat, surtout quand celui-ci est avancé. Il est à regretter que les auteurs ne donnent pas de figures et qu'ils ne précisent pas ce qu'ils entendent par: inhibition complète (++), forte (+); régénération retardée (+), peu retardée (±) ou presque normale (—).

Conclusions. — Malgré les travaux cités, rien ne permet encore de choisir entre une action chimique ou mécanique. Dans le cas où la suppression de la régénération est produite par le cristallin réimplanté, en place et pressant sur l'iris, Mikami admet que l'existence d'une action mécanique est mise hors de doute. Il prétend que le cristallin réimplanté par Kesselyak pourrait aussi supprimer la régénération s'il se trouvait en contact intime avec l'iris. Mais, d'autre part, l'auteur constate que: « Suppressive effect seemed therefore to become gradually weak towards the periphery from the strongest center which is in the normal site the lens. » Dans le cas de Sato (1935), la suppression de la régénération ne serait pas due à un mécanisme sécrétoire du cristallin en croissance, mais à son métabolisme plus élevé captant la majeure partie de la substance rétinienne se trouvant dans l'œil.

Si l'action était mécanique, c'est-à-dire s'il s'agissait d'une pression, la régénération devrait être inhibée par n'importe quel corps pressant sur l'iris de même façon qu'un cristallin et, si la pression cessait, la régénération devrait être normale. Si, par contre, l'action était chimique, il pourrait s'agir d'une excrétion du cristallin neutralisant la substance rétinienne ou empêchant sa production ou agissant en sens inverse sur l'iris. Dans tous ces cas, un cristallin sain dans l'œil, où qu'il se trouve, devrait supprimer la régénération.

Mais une sécrétion du cristallin neutralisant la substance rétinienne pourrait agir avec force à proximité du cristallin et moins fortement plus loin, par l'établissement d'un gradient. Enfin il est possible, d'après Mikami, que le cristallin absorbe la substance rétinienne en l'utilisant pour son métabolisme, ce qui aurait comme conséquence aussi l'établissement d'un gradient avec minimum de substance rétinienne près du cristallin. Il pourrait s'agir aussi d'une adsorption physico-chimique, par les fibres du cristallin. Cette hypothèse me paraît vraisemblable d'après le travail de Goldschmidt (1914) qui a montré la grande capacité d'adsorption des fibres du cristallin pour les ferments se trouvant dans l'œil.

2. Expériences personnelles.

La réimplantation du cristallin et d'autres corps par la plaie de la cornée présente des difficultés, les implantats étant souvent expulsés par l'ouverture. C'est pourquoi j'ai pratiqué l'extirpation du cristallin par un trou pratiqué au-dessus de l'œil comme pour l'enlèvement de la rétine. Le cristallin est sorti avec une pince et l'organe ou le corps de remplacement sont implantés. De cette manière la plaie se ferme vite et il n'y a jamais d'expulsion. Si le cristallin est intact, il guérit bien dans l'œil, quel que soit sa position. Par contre le cristallin blessé subit une histolyse après l'implantation.

Réimplantation du cristallin.

La réimplantation immédiate du cristallin a pour suite une inhibition totale, si le cristallin reprend sa place normale (fig. 21). Mais cette inhibition a lieu aussi lorsque le cristallin se trouve à une certaine distance de l'iris, n'exerçant aucune pression sur lui. Une action mécanique étant alors tout à fait impossible, on ne peut parler que de processus chimique.

Dans quelques cas, la régénération a eu lieu quand le cristallin réimplanté était assez éloigné du bord supérieur de l'iris. Les régénérats formés sont alors beaucoup moins développés que dans l'œil sans cristallin. Ils correspondent aux stades 2 à 6, mais ils présentent des particularités que nous allons mieux examiner dans les expériences suivantes. Néanmoins ils prouvent que l'inducteur n'est

pas supprimé dans toute la cavité de l'œil par la présence du cristallin.

La réimplantation du cristallin, 1 à 5 jours après son ablation, peut donner une suppression complète si le cristallin réimplanté se trouve près de l'iris et, dans quelques cas aussi, s'il en est peu éloigné. Dans d'autres cas, s'il est éloigné du bord supérieur, il y a une régénération qui est d'autant plus avancée que le cristallin se trouve plus loin de l'iris.

Le pourcentage d'inhibition absolue, plus faible dans ces expériences que dans celles de réimplantation immédiate, est dû au fait que le cristallin réimplanté plus tardivement ne prend pas aussi souvent la place du cristallin normal.

Fig. 21.
Réimplantation du cristallin avec inhibition totale de la régénération.

Le 5e jour, le régénérat de l'hôte doit atteindre les stades 1 à 3 (dépigmentation complète de plusieurs cellules). Si on ne le retrouve plus, c'est qu'il a dû disparaître, soit par résorption ou repigmentation, soit parce qu'il n'était pas encore formé. Plusieurs cas montrent bien le sort des cellules dépigmentées après la réimplantation du cristallin (fig. 22). Elles se trouvent arrondies, réunies en une petite boule plus ou moins expulsée, suivant les cas, du bord supérieur de l'iris. Tel serait aussi le sort du régénérat en l'absence de substance rétinienne, en supposant que le cristallin implanté neutralise cette substance.

L'iris transplanté sur le front, 5 jours après l'ablation du cristallin, ne montre pas de régénérat. Mais, dans le cas 188/1942, il existe une petite boule de cellules arrondies, expulsées dans la

pupille, exactement semblable à la précédente. Dans cette expérience, l'absence de substance rétinienne est évidente. C'est donc à cette cause qu'il faut attribuer les effets décrits ci-dessus.

Le 6e jour, le régénérat doit former une vésicule (stades 3 à 4). Après la réimplantation du cristallin, on trouve dans l'œil une vésicule arrondie, formée d'une couche de cellules. Elle est séparée de l'iris; elle ne présente que peu ou point de mitoses et quelques noyaux pycnotiques. Elle correspond au stade 5 (fig. 23). D'autres vésicules sont plus grandes, avec une grosse cavité, mais elles montrent aussi des signes de mauvaise vitalité. Elles présentent le commencement de la formation des fibres, donc correspondent au stade 6 (fig. 24).

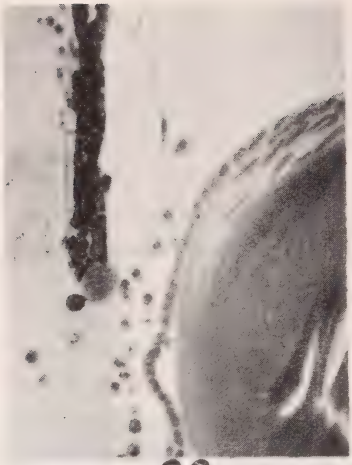
Les transplants de l'iris sur le front, 6 jours après l'ablation du cristallin, montrent aussi, dans quelques cas, une vésicule arrondie, sans mitoses, correspondant aux stades 4 et 5 (fig. 26). Les cellules dépigmentées ou les vésicules cristalliniennes déjà formées, après la suppression de la substance rétinienne, s'arrondissent, cessent de se développer et meurent probablement [1]. La similitude des résultats obtenus après (—*c*+*c*) et (*i*+*co*—*c* s. fr.) est frappante.

Le 7e jour, le régénérat est au stade 6. Après la réimplantation du cristallin, on peut retrouver les vésicules de « dégénérescence » du stade 6. Plusieurs cas montrent des vésicules semblables, creuses, contenant un petit centre fibreux, se composant seulement de quelques cellules (fig. 25). Ces cellules peuvent se trouver expulsées dans la cavité de la vésicule. Par suite de la présence du cristallin, la régénération normale est donc gênée, mais elle peut continuer. Le nº 90 *l*/1942 montre un petit régénérat du stade 10 parfait, développé à côté du cristallin normal réimplanté le 7e jour.

Dans les cas de réimplantation immédiate, ayant donné lieu à une formation de régénérats, ceux-ci sont peu développés et ils présentent plus ou moins les caractéristiques de régénérats arrêtés dans leur développement. Ils ressemblent aux vésicules de « dégénérescence », pleines ou creuses. Mais ils présentent des mitoses. C'est à une quantité insuffisante de l'inducteur que l'on peut attribuer ces formations défectueuses, sans différenciation de fibres.

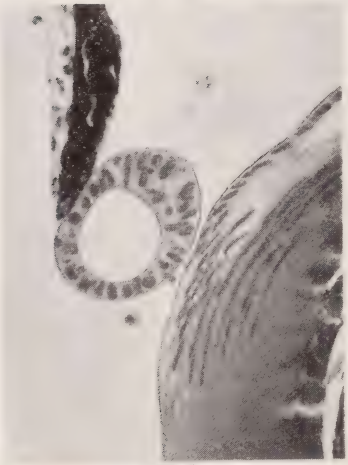
De nouvelles expériences n'ont pas montré d'une manière aussi claire la diminution de l'inhibition, en fonction de la distance, que

[1] J'appellerai de tels régénérats vésicules ou régénérats de « dégénérescence ».



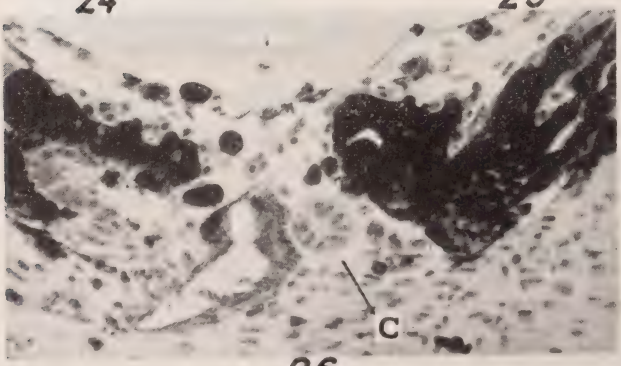
22

23



24

25



26

celles publiées en 1942. Je peux seulement affirmer qu'à proximité du cristallin il n'y a pas de régénération et que celle-ci est imparfaite si le cristallin se trouve à une distance plus ou moins grande. Une suppression complète de la régénération peut se produire jusqu'au 5e jour (voir tableau X).

TABLEAU X.

La régénération après la réimplantation du cristallin.

Durée d'expériences 10 jours. Le signe — signifie un régénérat de « dégénérescence », le signe + un régénérat normal.

N° de l'opération	J. —c	Rég. st.	Dist. μ	N° de l'opération	J. —c	Rég. st.	Dist. μ	N° de l'opération	J. —c	Rég. st.	Dist. μ
67 *d*/42	0	0	0	211 *l*/41	3	0	60	215 *l*/41	5	4—	75
65 *d*/42	0	0	0	210 *l*/41	3	5+	135	215 *d*/41	5	5—	130
64 *l*/42	0	0	0	210 *d*/41	3	6+	150	79 *d*/42	5	5—	60
56 *d*/42	0	0	0					77 *d*/42	5	6—	20
57 *l*/42	0	0	10	377/41	4	0	45	72 *d*/42	5	7+	75
57 *d*/42	0	0	10	367/41	4	0	225				
68 *l*/42	0	0	10	378/41	4	1	200	82 *l*/42	6	5—	15
68 *d*/42	0	0	20	375/41	4	3—	150	83 *d*/42	6	5—	30
58 *d*/42	0	0	25	379/41	4	3—	170	84 *l*/42	6	5—	90
59 *l*/42	0	0	30	372/41	4	5—	100	216 *l*/41	6	5—	120
61 *d*/42	0	0	30	210/41	4	5—	150	216 *d*/41	6	5—	220
65 *l*/42	0	0	35	380/41	4	5—	180	81 *l*/42	6	6—	60
69 *l*/42	0	0	40	374/41	4	5+	315	83 *l*/42	6	6—	60
70 *d*/42	0	0	45	212/41	4	5+	320	81 *d*/42	6	6—	90
60 *d*/42	0	0	45	371/41	4	5–6+	390	82 *d*/42	6	6–7—	60
69 *d*/42	0	0	60	369/41	4	7+	220	85 *d*/42	6	6–7—	90
63 *d*/42	0	2—	60					84 *d*/42	6	7—	75
62 *l*/42	0	3—	(0)	73 *l*/42	5	0	15	85 *l*/42	6	7—	90
63 *l*/42	0	3—	15	80 *d*/42	5	0	30				
60 *l*/42	0	3—	60	214/41	5	0	30	87 *l*/42	7	6—	(0)
62 *d*/42	0	3+	120	75 *d*/42	5	1	45	87 *d*/42	7	6—	120
70 *l*/42	0	4—	120	77 *l*/42	5	1	45	88 *d*/42	7	6—	120
61 *l*/42	0	5—	60	80/42	5	2—	20	88 *l*/42	7	5—	90
66 *d*/42	0	6—	100	79 *l*/42	5	2—	30	219/41	7	5—	140
				78 *d*/42	5	2—	45	218 *l*/42	7	8—	75
209 *l*/41	2	6—	300	78 *l*/42	5	2—	90	86 *l*/42	7	8—	120
				75 *l*/42	5	2—	120				
				74 *l*/42	5	3—	15				
				74 *d*/42	5	3—	60	En tout 77 expériences			
				73 *d*/42	5	3—	60				

FIG. 22 à 26.

Formation des régénérats de « dégénérescence ».

Fig. 22: Réimplantation du cristallin 5 jours après l'ablation; rég. st. 3.
» 23: Réimplantation du cristallin 6 jours après l'ablation; rég. st. 5.
» 24: Réimplantation du cristallin 6 jours après l'ablation; rég. st. 6.
» 25: Réimplantation du cristallin 7 jours après l'ablation; rég. st. 8.
» 26: Transplantation de l'iris sur le front 6 jours après l'ablation du cristallin; rég. st. 6.

Inhibition artificielle de la régénération.

Pour supprimer artificiellement la régénération, j'ai introduit dans la chambre postérieure de l'œil des poudres adsorbantes, en vue de rechercher s'il serait ainsi possible de fixer la substance rétinienne.

Seul le kaolin a exercé une action positive. En 1942, j'ai publié les premiers résultats obtenus; l'année suivante les

Fig. 27.
Introduction de kaolin dans l'œil; inhibition totale de la régénération.

Fig. 28.
Introduction de kaolin dans l'œil 4 jours après l'ablation du cristallin; petit régénérat st. 3.

expériences en ont apporté de nouveaux qui sont absolument nets. J'ai introduit le kaolin immédiatement après l'ablation du cristallin et non 4 jours après.

Dans toutes les expériences où le kaolin fut bien introduit dans la chambre postérieure, la régénération n'eut pas lieu. Le kaolin se dépose sur le fond de la chambre postérieure, il ne la remplit pas entièrement (fig. 27). Le bord supérieur de l'iris reste libre et

non isolé de la rétine par le kaolin. Celui-ci ne saurait agir alors par pression ni comme obstacle mécanique. Le kaolin avait été lavé plusieurs fois avec l'HCl et l'eau distillée; on peut le considérer comme chimiquement inerte. Il n'a donc pu agir que par adsorption, et c'est par adsorption qu'il a dû fixer la substance rétinienne contenue dans l'œil et supprimer ainsi la régénération.

Dans les cas où la régénération eut lieu en présence de petites quantités de kaolin, le régénérat formé, n'ayant pas une quantité suffisante d'inducteur, ressemblait aux régénérats de « dégénérescence » des expériences précédentes (fig. 28). De même, dans les expériences où le kaolin fut implanté le 4e jour après l'ablation du cristallin, on trouva des régénérats (318, 324, 324/1941) qui ressemblaient à ceux qui se forment après une implantation tardive de cristallin. Dans l'expérience 318, quelques cellules disposées en boule indiquent nettement l'arrêt de la régénération commencée.

Ces expériences autorisent, semble-t-il, à comparer l'action du kaolin à celle du cristallin. Ainsi l'inhibition par le cristallin ne serait pas due à une sécrétion comme le pense Spemann, mais à une absorption de la substance rétinienne par le métabolisme (d'après Mikami) ou à une adsorption physico-chimique par les fibres du cristallin. La substance adsorbée serait détruite ultérieurement par le métabolisme. Toutefois, cette fixation doit être un phénomène vital, car les fibres du cristallin en décomposition n'arrêtent pas la régénération, ce que quelques-unes de mes expériences ont également prouvé.

D'autres tissus ou obstacles purement mécaniques peuvent supprimer ou retarder la régénération. C'est ce qui résulte d'une série d'expériences de contrôle.

La poudre de talc, supposée peu active au point de vue de l'adsorption, remplissant l'œil entièrement, ne donne jamais de suppression complète; on observe souvent de petits régénérats très semblables aux vésicules de « dégénérescence ». On peut en conclure que la quantité de principe actif qui parvient au régénérat est diminuée. Cette diminution ne serait pas due à une action physico-chimique de la poudre mais à la difficulté pour la substance de diffuser assez vite à travers les particules de talc.

La poudre de verre et le silica-gel donnent des effets analogues. Le silica-gel n'adsorbe donc pas la substance rétinienne.

Une boule de verre, remplissant presque toute la chambre postérieure et exerçant une pression nette sur l'iris, n'empêche cependant pas entièrement la régénération. De petits régénérats se forment, déformés par la pression de la boule de verre. Ils gardent toujours l'allure des régénérats qui n'ont pas assez de substance rétinienne. Celle-ci conserve cependant une possibilité, très réduite par l'obstacle mécanique qu'est la boule, de diffuser vers l'iris. Si la boule laisse plus de place entre l'iris et la rétine, le régénérat est plus vigoureux.

Des morceaux d'agar à 5% enfin peuvent empêcher entièrement la régénération s'ils occupent toute la chambre postérieure et pressent sur l'iris. Ils isolent ainsi le bord supérieur de l'iris de la substance inductrice. Elle ne peut apparemment pas diffuser à travers l'agar qui joue ainsi le rôle d'un ultrafiltre.

Tableau XI.

Ablation du cristallin et implantation de différents corps et substances.

Genre d'expérience	Jours	Nombre d'opérat.	Stades 0-1	2	3	4	5	6	7	8	9
—*c*+*c*	10	25	16	2	3	1	1	1	.	.	.
—*c*+kaolin	10	29	24	1	3	.	.	1	.	.	.
—*c*+kaolin	10:4	24	7	1	4	5	3	4	.	.	.
—*c*+agar	10	22	5	2	3	3	.	6	2	1	.
—*c*+glutathion	10	9	1	.	.	.	3	2	2	1	.
—*c*+glutathion+vit. C	10	10	1	.	2	1	.	4	.	1	1
—*c*+agar	7	6	2	1	1	1	1	.	.	.	.
—*c*+glutathion	7	11	1	2	2	4	2	.	.	.	.
—*c*+cystine	7	13	3	.	1	4	4	1	.	.	.
—*c*+cystéine+vit. C	7	15	5	1	2	7	.	.	.	.	.
—*c*+vit. C	7	9	1	.	3	1	2	2	.	.	.
		162									

C'est à l'impossibilité pour la substance inductrice d'accéder à l'iris et de diffuser vers lui qu'il faut ramener tous les résultats tendant à démontrer l'existence d'une action inhibitrice mécanique. La pression directe sur l'iris ne peut pas empêcher la régénération si la substance active conserve un accès à l'iris.

Des morceaux de silica-gel, d'hydroxyde d'aluminium, de collodion, des cristallins emparaffinés (Kesselyak) agissent de la

même manière. Ils permettent à une quantité minime de la substance rétinienne d'atteindre l'iris, quantité suffisante pour un développement lent et incomplet du régénérat. Cette quantité ne suffit probablement pas pour la formation des fibres, laquelle exigerait l'afflux constant d'une quantité plus grande d'inducteur. C'est ce que Kesselyak a bien remarqué: « Die durch die Paraffinlinse räumlich gehinderte Retinawirkung hätte dennoch wohl ausgereicht, die Regeneration auszulösen, wäre aber zu schwach gewesen um die Differenzierung und das Wachstum dauernd anzuregen. »

La suppression absolue de la régénération par différents tissus implantés, par exemple la cornée (Fischel), le foie et le cœur (Mikami), se rattache aussi à un isolement complet de l'iris: les tissus implantés pressent la partie postérieure de l'iris et couvrent la pupille, ne permettant pas à la substance rétinienne d'accéder à l'iris. Par contre, un cristallin en place ne constitue pas un tel obstacle; il exerce bien une pression sur l'iris seulement, mais l'accès à la substance rétinienne reste libre. Il ne reste donc à considérer que l'action chimique envisagée plus haut.

A part l'adsorption, j'ai pensé aussi à d'autres actions chimiques pouvant empêcher la régénération. Le fort pouvoir réducteur du cristallin dû à la vitamine C (voir Oppenheimer, *Handbuch der Biochemie*) est particulièrement intéressant. Pour imiter une action réductrice, j'ai implanté, dans des séries d'expériences, incorporées à de l'agar, les substances suivantes: Glutathion, glutathion avec vitamine C, vitamine C, cystine, cystéine avec vitamine C[1].

Aucune de ces substances ne s'est montrée inhibitrice. La suppression de la régénération était due, lorsqu'elle eut lieu, à l'isolement de l'iris par l'agar ou à un fort traumatisme de l'iris. Dans d'autres cas, bien que l'implantat soit resté dans des conditions optimum pour exercer son influence éventuelle, la régénération se produisit quand même.

---

[1] La vitamine C a été utilisée sous forme de « Redoxon » que la firme Hoffmann-La Roche a bien voulu mettre à ma disposition.

VIII. RÉGÉNÉRATION EN CULTURE DE TISSUS

1. Bibliographie.

L'inconvénient des deux méthodes utilisées pour étudier l'action de la substance rétinienne réside surtout dans la résorption, l'isolement ou l'expulsion des corps implantés. Pour supprimer toute influence de l'organisme, la culture de tissus serait la méthode idéale. Dans ce cas, un fragment du bord supérieur de l'iris, en présence de la substance rétinienne ou d'un corps actif quelconque, devrait *in vitro* régénérer un cristallin. Le système serait libre de toute autre influence et la possibilité existerait de mettre en présence deux tissus de provenance différente.

Méthodes de culture. — L'énorme progrès réalisé dans la technique de la culture des tissus ne permet toutefois pas facilement la réalisation de ce but. La méthode classique de culture en goutte pendante dans un coagulum de plasma et d'extrait embryonnaire (ou tissulaire) est utilisée surtout pour faire proliférer et se multiplier les cellules de certains tissus, mais ne permet pas la culture d'organes entiers. Généralement, on cherche surtout à faire se multiplier les cellules; plus rares sont les travaux où l'on a essayé de maintenir un tissu adulte le plus longtemps possible dans son état naturel et différencié (voir A. Fischer 1930, p. 276; I. Fischer 1942, p. 114).

En utilisant les flacons de Carrel (Carrel 1923) et d'autres méthodes de rinçage, « Waschmethode » (Fischer 1930, p. 85), on peut cultiver des fragments de tissus assez grands et pendant longtemps, sans les repiquer et en changeant le milieu. Mais ils ne doivent pas être trop épais, parce que la pénétration d'oxygène et de nourriture serait difficile.

La perfusion (de Hahn) et le cœur artificiel (Lindbergh 1935) exigent des appareils compliqués, une grande quantité de milieu de culture, et ne permettent pas de faire beaucoup d'expériences en série. De plus, pour un organe aussi petit que l'œil de la larve de *Triton*, il serait pratiquement impossible d'ajuster les artères sur l'appareil.

Milieu de culture. — Tous les auteurs qui ont pratiqué la culture des tissus affirment qu'un milieu liquide n'est pas favorable (Fischer 1930, p. 14). Les cellules s'y arrondissent et périssent bientôt. Au contraire, dans un milieu solide ou sur un support solide, les cellules émettent des pseudopodes, prolifèrent et se multiplient. Comme milieu de culture pour les Batraciens, on a utilisé du plasma de sang de Grenouille (Uhlenhuth 1919, Erdmann 1922) avec de l'extrait de rate ou de muscles pour remplacer l'extrait embryonnaire. Mais I. Fischer (1942), travaillant avec du sang de Poule et de l'extrait embryonnaire, a obtenu des résultats plus que satisfaisants. Elle constate que le milieu (plasma) n'a pas du tout besoin d'être de la même espèce. Pourtant il est permis de croire que le milieu spécifique reste le plus favorable.

Fischer et Parker (1929), après avoir montré que l'extrait embryonnaire provoque la multiplication (facteur de croissance), utilisent, pour la culture des tissus organisés, du plasma seul. Cette culture, effectuée dans les flacons de Carrel, permet d'observer le tissu organisé et les relations entre différents tissus.

Parker (1936) a pu faire vivre, dans le flacon de Carrel, des muscles thoraciques d'embryon de Poulet de 8 jours pendant une année sans les repiquer. L'explantat, après avoir été maintenu au fond du récipient par du plasma coagulé, baignait dans un mélange de sérum et de Tyrode (1 : 1). Les cellules proliférant à la surface de l'explantat mouraient et étaient périodiquement envahies par les cellules sous-jacentes. Le centre de la culture montrait, après une année, des fibres conjonctives et des muscles striés.

Fischer (1922) a obtenu un « organisme intestinal » par l'explantation de fragments d'intestin grêle d'embryon de poulet de 21 jours. Le milieu (plasma + extrait) était liquéfié par la sécrétion de l'explantat, de sorte que celui-ci restait toujours dans un milieu liquide. Après un mois de culture, il montrait une structure bien organisée et les muscles lisses se contractaient encore. Le même intestin, cultivé dans un milieu liquide, se composant de Ringer et d'extrait embryonnaire, ne conservait jamais une telle organisation. Il ne restait que l'épithélium et la cavité remplie d'un tissu conjonctif lâche.

Culture de l'iris. — La première condition qui s'impose pour obtenir la régénération de Wolff *in vitro* est de réunir

l'iris et la rétine en un même explantat. La possibilité de cultiver l'iris existe.

En goutte pendante, Uhlenhuth (1919) a, en effet, cultivé des fragments et des cellules isolées d'iris. Il prenait du sang de Grenouille avec de l'extrait de muscles ou de l'humeur vitrée. L'iris explanté provenait de *Rana pipiens*, animal qui normalement ne régénère pas le cristallin. Explantés dans un milieu liquide, les morceaux d'iris expulsent le pigment et les cellules se décolorent progressivement. En milieu solide, le pigment reste dans les cellules et il est expulsé seulement après liquéfaction du milieu. Cette expulsion serait un phénomène vital car les cellules, ayant vécu longtemps en culture dans un milieu solide, perdent ainsi de leur vitalité et se dépigmentent beaucoup moins après repiquage dans un milieu liquide. L'auteur prétend que cette dépigmentation équivaut à un commencement de régénération. On ne peut cependant pas considérer cette dépigmentation comme telle. C'est probablement en raison d'une action défavorable du milieu liquide, que les cellules s'arrondissent et périssent, fait signalé par beaucoup d'auteurs (Fischer 1930).

Il serait intéressant de connaître le temps pendant lequel l'iris a pu être maintenu vivant en culture. Mais les indications sont rares. La plupart des expériences durèrent quelques jours, 14 au plus. Uhlenhuth se proposait d'effectuer d'autres recherches de ce genre mais je n'ai pas trouvé de nouvelles publications de l'auteur sur ce sujet.

Zarnik (1929) prétend avoir obtenu la régénération du cristallin *in vitro* chez *Salamandra maculosa*. Il cultivait les fragments d'iris dans du plasma de Grenouille avec de l'extrait d'embryons de Salamandre. Dans un cas, 30 jours après l'explantation, sur une pièce fixée post-mortem, il observa une formation irrégulière rappelant des fibres cristalliniennes. Pendant la vie (après 14 jours), le même objet montrait un bord incolore partant de l'iris et présentant une forte diffraction de la lumière. Ce résultat est très douteux, car les fibres (d'après la figure) ne sont pas régulièrement disposées, alors qu'on devrait s'attendre à observer une vésicule cristallinienne, dans le cas de régénération; de plus, la grandeur de la formation fibreuse ne correspond pas du tout à celle d'un régénérat de cristallin qui n'atteint jamais en si peu de temps de telles dimensions. *In vivo*, les Salamandres régénèrent, en effet, très lentement

et, après 30 jours, les régénérats présentent seulement les premières fibres. Il est donc fort douteux qu'une culture de tissus puisse accélérer à ce point la régénération.

Si la culture de l'iris entier, organisé, se montre difficile et ne réussit que rarement, la culture de l'épithélium iridien est classique. Fischer l'a réussie le premier en 1922. I. Fischer (1937) cultiva l'iris de la Grenouille. Törö (1931) fit une expérience intéressante: il implanta l'épithélium iridien de Poulet et de Rat, cultivé *in vitro*, dans l'œil dépourvu de cristallin de ces animaux. L'épithélium donna en 5 jours des fibres lentoïdes, en 10 jours une vésicule et, en 4 semaines, un cristallin avec des fibres typiquement disposées. D'autre part, l'épithélium cornéen, cultivé et implanté de même manière, ne donna pas de formations cristalloïdes. Ce fait montre non seulement que l'iris en culture ne perd pas sa vitalité, mais encore que l'iris, qui n'a jamais possédé la propriété de régénérer le cristallin, l'acquiert après un passage par la culture. Il faut penser à une véritable dédifférenciation ou mieux à un retour à l'état embryonnaire.

Culture de la rétine. — La rétine, étant un tissu hautement différencié, ne persiste pas longtemps en explantat. Les premières cultures de tissus furent celles de tissu nerveux (Harrison 1907), où les cellules nerveuses produisirent des neurofibrilles. Elles restent vivantes pendant 10 jours (Marinesco, Minea 1912); cultivées avec la méthode de Maximow elles persistent 19 semaines (Meyer, Jablonski 1937). Mais les cellules nerveuses de la rétine *in vitro* dégénèrent rapidement (Champy 1913); seules les cellules névrogliques de Müller persistent et se divisent. Vinnikov (1939) a cependant obtenu des cultures de rétine embryonnaire de Lapin en goutte pendante. Les neurofibrilles poussent et sortent du fragment explanté. Les bâtonnets forment aussi des neurofibrilles. Mais les explantats des animaux nouveau-nés dégénèrent bientôt.

Par contre, les ébauches des yeux embryonnaires, cultivées *in vitro*, peuvent se différencier et former un cristallin (Filatow 1926, Amphibiens; Strangeways, Fell 1926, Poulet).

Bien des difficultés d'ordre technique restaient donc à vaincre. Mon but n'était pas d'avoir une culture d'organes d'une durée indéfinie; il suffisait d'obtenir une survie assez prolongée, permettant à toutes les actions vitales de se manifester. Il s'agissait

d'explanter l'iris avec la rétine et de maintenir cette dernière en état de provoquer la régénération du cristallin.

2. Culture en goutte pendante.

Je n'ai pas pu conserver en vie l'iris et la rétine entière en goutte pendante. Le minimum de temps de survie nécessaire est de 10 jours ou, mieux encore, de 14 jours. Le milieu de culture était du plasma de Cobaye, d'Homme, ou de Poule, dilué avec un tiers d'eau distillée. Sur la lamelle, j'ajoutais à quantité égale du Tyrode à 0,6 % et de l'extrait de rate et d'organes de Triton adulte. La coagulation ne fut pas toujours parfaite et, dans plusieurs cas, il y eut infection.

L'iris est à peine vivant après 8 jours. La plupart des noyaux, surtout en profondeur, sont pycnotiques. Pendant la vie, l'iris montre un bord plus ou moins grand, non pigmenté, qui se forme déjà le premier jour. La coupe (post-mortem) microscopique montre une prolifération compacte de cellules provenant apparemment de la *pars ciliaris* et représentant ainsi un régénérat de rétine. Les fibrocytes du stroma iridien peuvent proliférer et c'est souvent le seul élément qui reste vivant dans la culture.

La rétine est toujours entièrement morte après 8 jours. Tous les noyaux sont pycnotiques, sans structure, présentant une petite masse arrondie et se colorant fortement dans l'hémalun. Rares sont les noyaux (probablement de cellules névrogliques) qui montrent encore une structure normale.

3. Culture en milieu liquide dans de petites cuves.

Technique.

Partant de l'idée que les morceaux d'iris implantés par Wachs et Sato dans la cavité de l'œil s'y trouvent dans un milieu plus ou moins liquide, j'ai essayé de faire les cultures dans un mélange de Tyrode et de plasma sanguin. La rétine de larve de Triton n'a pas de vaisseaux. Elle est nourrie par un réseau dense de capillaires se trouvant dans la choroïde. Par conséquent, elle n'a pas besoin de circulation sanguine pour rester en vie, il lui suffit d'un échange avec le milieu de culture.

Dans un milieu solide, un tel échange ne peut pas s'effectuer assez vite; l'oxygène et les produits nourriciers pénètrent trop lentement pour répondre aux conditions physiologiques. Un milieu liquide, par contre, combiné avec un brassage continuel, peut doter constamment l'explantat d'éléments frais, imitant ainsi la circulation de sang dans la choroïde. Me basant sur ces réflexions, j'ai mis au point une méthode très simple de culture des organes (spécialement de l'œil) remplaçant la perfusion artificielle. Cette technique pourrait être utilisée pour tout organe ou fragment d'organe n'ayant pas besoin de circulation interne et pouvant subsister en milieu liquide.

Appareil pour cultures. — Les explantats préparés sont mis dans de petites cuves en verre stérilisées, remplies du milieu de culture, couvertes d'une plaque ronde de verre scellée avec de

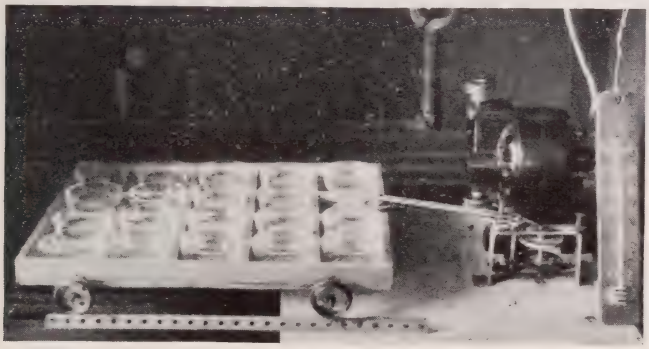


Fig. 29.
L'agitateur avec les cultures dans l'étuve.

la vaseline. La cuve est mise dans l'étuve à 23° sur un appareil agitateur qui à l'aide d'un petit moteur électrique assure un va-et-vient constant, à la cadence d'un déplacement par seconde (fig. 29). Le milieu est ainsi suffisamment brassé et l'organe explanté entouré toujours de milieu frais. Il faut éviter un brassage trop fort; un brassage trop lent serait par contre insuffisant.

Le milieu. — Chaque cuve demande environ 5 cc de milieu. Il serait difficile de se procurer assez de plasma de Grenouille pour faire des expériences en grand nombre. C'est pourquoi j'ai utilisé

le plasma humain [1] additionné d'héparine pour empêcher la coagulation. Le plasma était dilué avec un tiers d'eau distillée stérile pour obtenir une concentration isotonique à celle du milieu interne des Batraciens (0,6% NaCl). Dans la cuve, on prend, pour 4 cc de Tyrode à 0,6%, 1 à 1,5 cc de plasma humain ainsi dilué. Les expériences de contrôle contenaient du Tyrode pur ou du Tyrode avec des extraits d'organes de Triton. Le milieu est très simple et il est possible qu'avec un milieu mieux approprié on puisse obtenir des résultats encore meilleurs.

Préparation de l'explantat. — Les larves de Triton (avant la métamorphose: stades 61 à 63 de Glücksohn) doivent être stérilisées extérieurement. Je les laisse un jour dans l'eau pure avec quelques gouttes de permanganate de potasse. Avant l'opération, elles sont mises dans différentes cuves stériles, contenant:

1° permanganate à 1/10.000, ¼ à ½ heure;

2° éther à 3% (solution préparée avec l'eau stérile), 3 minutes pour les endormir;

3° eau oxygénée à 10% (1 p. d'eau oxyg. de commerce, 10 p. d'eau stérile), 3 minutes;

4° eau physiologique stérile pour le rinçage.

Une stérilisation complète de la peau délicate de la larve de Triton est très difficile, si on ne veut pas endommager les cellules cutanées; le procédé décrit donna des résultats pratiquement suffisants.

L'opération est faite avec des instruments stérilisés dans l'alcool à 95° et flambés avant usage. L'opération exige un changement fréquent d'instruments. Le binoculaire de travail est protégé de toute poussière par une cage en verre [2] et maintenu propre (fig. 30). L'animal est posé sous le binoculaire sur un carton et une gaze stériles. Pour la culture il faut enlever la sclérotique de l'œil; il reste la rétine enveloppée du tapetum et des portions de choroïde, laquelle est entraînée partiellement avec la sclérotique. En m'aidant

---

[1] Le plasma humain fut préparé et mis à ma disposition par E. Binder.
[2] La cage a été construite d'après le modèle utilisé par M. Baltzer à l'Université de Berne.

de pinces d'horloger, je découpe l'œil avec des ciseaux à ressort et le mets dans un verre de montre contenant du Tyrode. Le verre de montre est tout de suite recouvert par un autre. La larve mourrait après l'opération si elle était tenue à sec. Si on veut la conserver en vie, il faut faire l'opération dans le Tyrode dans une cuve à fond de cire, stérilisée.

L'œil ainsi enlevé est nettoyé des lambeaux de peau adhérents et remis, avec une anse de platine flambée, dans un nouveau verre de montre contenant du Tyrode. La sclérotique est ensuite enlevée.

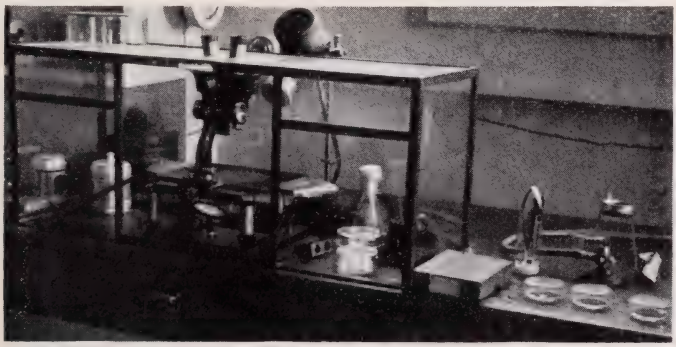


Fig. 30.
L'installation pour l'opération et l'explantation aseptique sous le binoculaire.

On la déchire en commençant à l'endroit de la sortie du nerf optique. Elle se sépare facilement de la choroïde. Il est un peu délicat d'enlever la cornée et la sclérotique, là où elles adhèrent à l'iris. Il faut faire attention de ne pas déchirer la choroïde ou le tapetum, car la plaie peut s'agrandir durant la culture et la rétine mise à nu ne résiste pas au milieu de culture. Le cristallin est enlevé et l'œil passe dans un dernier Tyrode pour être lavé avant d'être mis en culture.

Résultats des cultures.

Culture de l'œil suivant la méthode indiquée. — Si l'œil a été bien préparé, la rétine reste entourée partout par le tapetum. L'iris se contracte et la pupille se ferme entièrement. Il y a une contraction générale de l'œil due à la disparition de la pression dans la chambre postérieure. Le pigment

doré de l'iris disparaît; parfois on en voit encore quelques traces. L'œil se présente comme une boule pigmentée où seul le nerf optique s'accroît considérablement et fait une saillie ronde, blanche (fig. 31).

La coupe microscopique montre (après 14 jours de culture) une rétine très plissée, remplissant tout l'intérieur de l'œil (fig. 34). Les plis touchent l'iris et bouchent la pupille quand elle n'est pas entièrement fermée. Il n'y a presque plus de place libre et il ne reste plus rien de la chambre postérieure. La rétine est parfaitement vivante dans sa majeure partie. Toutes les couches fibreuses et granulaires sont normales, les bâtonnets sont présents. Il n'y a que de petites parties, surtout à l'endroit où la rétine se détache du tapetum, qui perdent leur organisation en couches et montrent des noyaux pycnotiques formant des petites boules fortement colorables à l'hémalun.

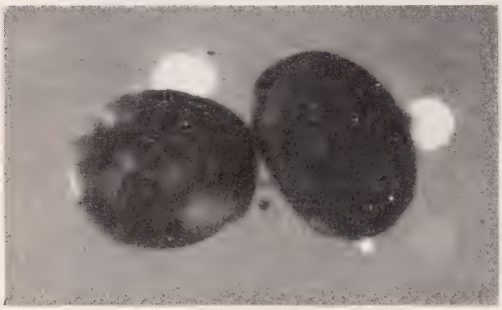


Fig. 31.

Les yeux cultivés pendant 30 jours dans du plasma liquide; le régénérat du nerf optique sort en forme de grande boule blanche, ses rameaux secondaires forment des petites boules (Oeil droit, vu par dessous).

Le tapetum et les restes de la choroïde qui sont en contact direct avec la solution nutritive ont l'air parfaitement sains. Leurs cellules pigmentées, plates, aux noyaux un peu allongés, forment une couche protectrice autour de l'œil. La région de la pupille est couverte de cellules émigrées du *stroma iridis*, pigmentées ou non. Aux endroits où il reste soudé à la rétine, le tapetum émet des prolongements pigmentés entre les bâtonnets, comme dans l'œil normal. Les capillaires de la choroïde ne sont plus visibles sauf aux endroits où ils contiennent encore des globules rouges.

La partie iridienne de la rétine est un peu épaissie, ses cellules deviennent cylindriques. Dans la région ciliaire, les mitoses sont toujours présentes, comme dans l'œil normal.

L'iris forme souvent des plis. Ses deux bords peuvent se toucher, repliés vers l'intérieur, où une petite pupille subsiste. Il n'est pas possible d'orienter l'œil pour trouver le bord supérieur de l'iris. Par

conséquent il est difficile de chercher l'endroit de la régénération éventuelle, surtout si elle en est à ses premiers stades. Le bord de l'iris est toujours beaucoup plus épais que dans l'œil normal. Mais il peut rester entièrement pigmenté, à moins qu'il ne se produise une légère dépigmentation autour des noyaux, pouvant correspondre aux stades 1 à 2 de la régénération (indiqués sur le tableau XII entre parenthèses). Pourtant, cette dépigmentation n'est pas bien localisée et probablement ne correspond pas au commencement de la régénération; elle paraît plutôt être la conséquence de la mise

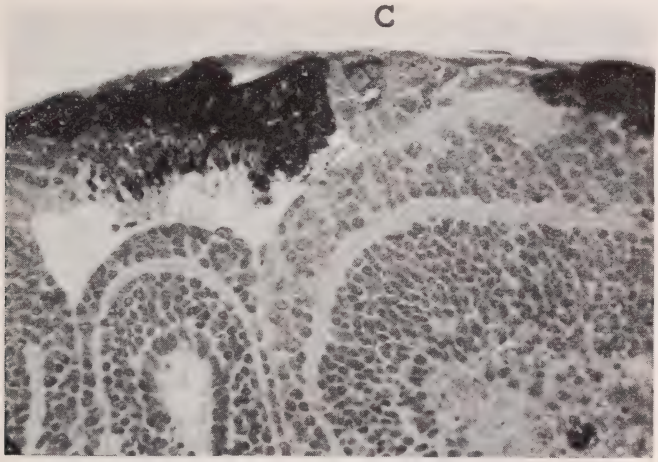


Fig. 32.
Oeil cultivé dans du plasma liquide agité, au bout de 16 jours. Formation d'un régénérat du stade 4.

en culture. Elle rappelle la dépigmentation obtenue par Uhlenhuth (1919).

Seule, l'expérience n° 83 *a*/1943 a permis d'observer une vésicule parfaite (fig. 32), représentant sans doute le stade 4 de régénération. Mais les mitoses sont absentes dans cette vésicule, ce qui signifie que le processus de la régénération s'est déjà arrêté. L'absence d'un facteur de croissance dans le milieu de culture en doit être la cause.

Le nerf optique montre, dans tous les cas, un développement énorme, prouvant ainsi la vitalité parfaite des cellules nerveuses. Les fibres des couches réticulaires de la rétine se réunissent dans

Tableau XII.

Régénération dans la culture des tissus.

(Pour la vitalité des explantats: xxxx = presque pas de nécrose dans la rétine, xxx = peu de nécrose, xx = bonne partie nécrotique, x = grande partie morte, o = explantat mort. Pour la fréquence de mitoses dans la partie ciliaire: xxx = plusieurs mitoses sur chaque coupe, xx = au moins une mitose par coupe, x = peu de mitoses dans toute la préparation, o = pas de mitoses. « Libre » signifie la rétine sans protection pigmentaire.)

Expérience	N° de l'expérience	Jours	Vitalité	Nerf optique	Mitoses	Rég. st.
				μ		
Tyrode plus plasma agité	83 *a*	16	xxx	67 × 85	xxx	4
	83 *b*	16	x, libre	o	x	o
	85 I*a*	14	xx, infect.	85 × 85	o	o
	85 I*b*	14	mal fixé	—	—	—
	85 II*a*	14	xxxx	180 × 200	xxx	o
	85 II*b*	14	xxxx	180 × 200	xxx	o
	85 III*a*	14	xx, libre	100 × 110	xx	(2)
	85 III*b*	14	xxx	interne	xx	o
	85 IV*a*	14	xx, libre	o	xx	o
	85 IV*b*	14	x, libre	o	xx	o
	87 *a*	30	xxxx	320 × 320	xx	o
	87 *b*	30	xxxx	250 × 280	xx	o
	83	31	xxx, libre	180 × 250	x	o
Tyrode plus plasma non agité	92 I*a*	15	xxx	180 × 150	x	(1)
	92 I*b*	15	xx, libre	o	x	o
	92 II*a*	15	xx	130 × 140	x	(2)
	92 II*b*	15	xx	100 × 130	x	o
	92 III*a*	15	x	90 × 110	x	o
	92 III*b*	15	x	o	x	o
	92 IV*a*	15	xx	100 × 80	xx	o
	92 IV*b*	15	x	115 × 110	x	o
	96 *a*	30	xx	220 × 230	x	o
	96 *b*	30	xx	170 × 190	x	o
Tyrode seul	89 I*a*, I*b*, II*a*, II*b*, III*a*, III*b*, IV*a*, IV*b*	16	x	petit	o	o
Tyrode plus plasma agité avec hypophyse	84 I*a*	16	xx	105 × 115	xxx	8
	84 I*b*	16	xx	130 × 150	xxx	7
	84 II*a*	16	xx	145 × 170	xxx	7
	86 I*a*	14	xxx	180 × 200	xxx	8
	86 I*b*	14	xxx	160 × 160	xx	o
	86 II*a*	14	xxx	160 × 170	xx	o
	86 II*b*	14	xx, libre	petit	o	o
	86 III*a*	14	xxx	interne	xxx	4
	86 III*b*	14	xx, libre	petit	x	(2)
	86 IV*a*	14	xx, libre	petit	x	o
	86 IV*b*	14	xxx	220 × 240	xxx	o
	93 I*a*	31	xxxx	200 × 250	xx	o
	93 I*b*	31	xxxx	300 × 300	xx	o
	93 II*a*	31	xxxx	280 × 310	xx	o
	93 II*b*	31	xxxx	315 × 330	xx	o

le moignon de nerf optique qui sort de l'œil. Comme le tissu nécessaire pour orienter leur croissance et leur direction fait défaut, les fibres s'accumulent en formant une boule de dimensions considérables (200 μ de diamètre).

Souvent, la choroïde est perforée pendant la préparation de l'œil. Dans la culture, la plaie s'agrandit et laisse la rétine à nu. Celle-ci fait ainsi une saillie plus ou moins forte en dehors de l'enveloppe pigmentée; elle peut même être découverte entièrement (fig. 33). Dans ce cas, la choroïde et le tapetum se retirent vers l'iris qu'ils recouvrent complètement en formant une masse de cellules

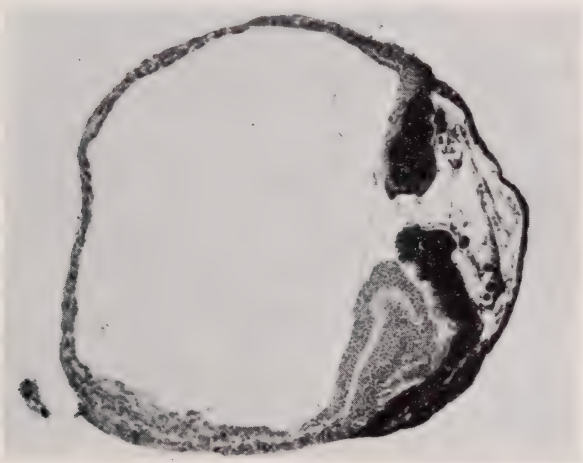


Fig. 33.
Oeil cultivé dans du plasma liquide agité, pendant 14 jours; la rétine dégénère au contact direct du milieu liquide.

pigmentaires ou une vésicule. La rétine ne supporte pas le contact avec le milieu liquide. Ses couches externes dégénèrent les premières. Ainsi les bâtonnets et la couche réticulaire externe meurent et forment une couche de cellules mortes qui protègent le reste de la rétine. Mais la dégénérescence progresse et pour finir la rétine ne présente plus son organisation en couches. Il n'en reste que les débris morts et les cellules de soutien. La partie ciliaire résiste mieux et on peut y observer toujours des mitoses. Dans une telle rétine, le nerf optique ne se forme pas. Mais dès qu'il y a encore

des endroits couverts du tapetum, la rétine conserve sa vitalité et sa structure normale.

Les expériences de 30 jours montrent un œil dans un état aussi parfait que celui de 14 jours. Il n'y a toujours pas de régénération de cristallin. Mais la rétine fortement plissée est vivante, pratiquement sans cellules mortes et la région ciliaire présente des mitoses nombreuses. La couche pigmentée enveloppant l'œil reste intacte. Le nerf optique s'accroît considérablement, formant une boule de plus de 300 μ de diamètre: le double en volume de celle de 14 jours. Mais toutes les fibres n'aboutissent pas dans cette boule. Des

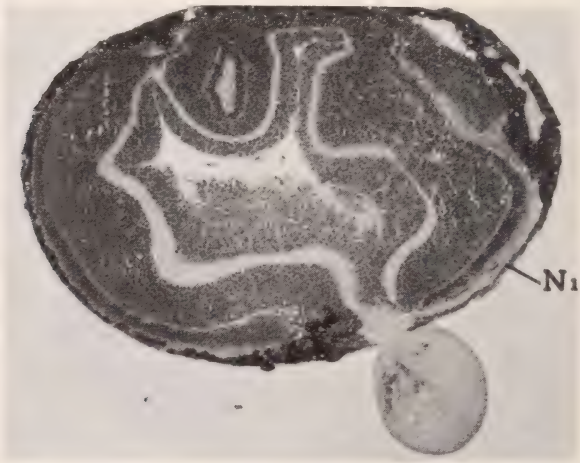


Fig. 34.

Oeil cultivé dans du plasma liquide agité, pendant 31 jours; tout le tissu est vivant, grand régénérat du nerf optique qui émet un rameau latéral N1.

rameaux paraissant être de petits nerfs pénètrent dans les espaces libres de la choroïde (probablement anciens vaisseaux), et entourent l'œil. Ils finissent près de l'iris et émergent là en formant une petite boule secondaire (fig. 34).

Cultures témoins sans agitation. — Les expériences de contrôle sans brassage devaient prouver la nécessité de cette agitation. Les yeux, cultivés dans les mêmes conditions que ceux des expériences décrites, mais sans agitation, peuvent survivre aussi bien deux semaines qu'un mois. Pourtant, vers le

centre de l'œil, aux endroits les plus éloignés de la source de nourriture et d'oxygène, on observe un grand nombre de cellules mortes avec des noyaux pycnotiques. Partout ailleurs la rétine est normale. Le nerf optique n'atteint jamais les proportions énormes des expériences précédentes, mais reste toujours considérable. On peut observer une diminution de la fréquence des mitoses, principalement dans la zone ciliaire. L'agitation contribue donc à mieux se rapprocher des conditions naturelles.

Cultures dans le Tyrode pur. — Les autres cultures ont été faites dans du Tyrode pur et agitées. Les yeux conservaient leur forme extérieure. Ils se contractaient peu; l'iris gardait une pupille largement ouverte. Mais après 16 jours ils semblaient devoir mourir. La préparation microscopique montre, en dépit d'une enveloppe choroïde intacte, une dégénérescence avancée de la rétine, surtout dans ces couches externes. Seul l'intérieur de l'œil reste vivant. Etant assez éloigné du milieu artificiel, il en est protégé (il était peut-être nourri par les produits de cellules mortes). Le nerf optique, par conséquent, reste très petit. Jamais on ne trouve de mitoses. Après 30 jours, l'œil ainsi explanté est mort: au centre seulement persistent quelques débris de rétine montrant encore une organisation. La régénération de Wolff n'a naturellement jamais eu lieu.

Les précautions prises pour avoir du tissu stérile à explanter furent pratiquement suffisantes, mais dans quelques cas il y eut apparition de moisissures ou de bactéries. Remarquons que le tissu (œil), cultivé dans de bonnes conditions, résiste très bien à l'infection. La moisissure l'attaque difficilement, elle se répand plutôt dans le milieu environnant. On peut trouver de grandes colonies de bactéries dans les parties mortes de l'explantat, sans que le reste semble atteint par l'infection. Par contre, les cultures dans le Tyrode subissent très vite une infection générale, suivie de mort et de décomposition des cellules. Fait curieux, en opérant dans les mêmes conditions, avec les mêmes précautions de stérilisation, les cultures dans un milieu essentiellement inorganique (Tyrode) furent infectées plus souvent que celles pratiquées dans le plasma.

Le rôle du plasma de différents animaux reste encore à étudier. L'extrait des organes de Triton adulte n'a pas donné de résultats satisfaisants. Les yeux devenaient pareils aux yeux cultivés dans

le Tyrode. Mais il était difficile d'obtenir un extrait parfaitement stérile, probablement à cause de la non-stérilité du milieu interne des Batraciens.

Culture de l'œil avec l'hypophyse. — Comme la régénération de Wolff n'est apparue qu'une fois, j'ai, sur le conseil de M. Guyénot, essayé des cultures d'œil avec hypophyse

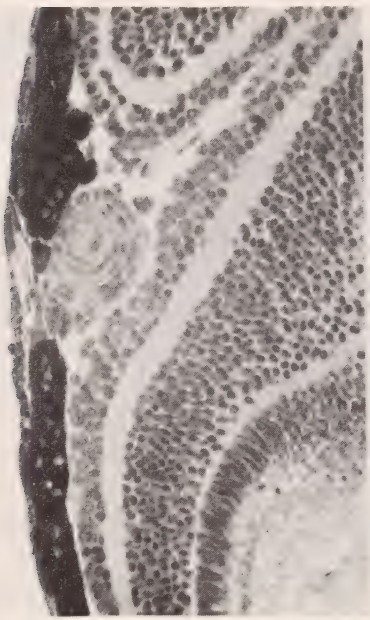


Fig. 35.

Oeil cultivé dans du plasma liquide agité, avec hypophyse; 14e jour. Régénérat.

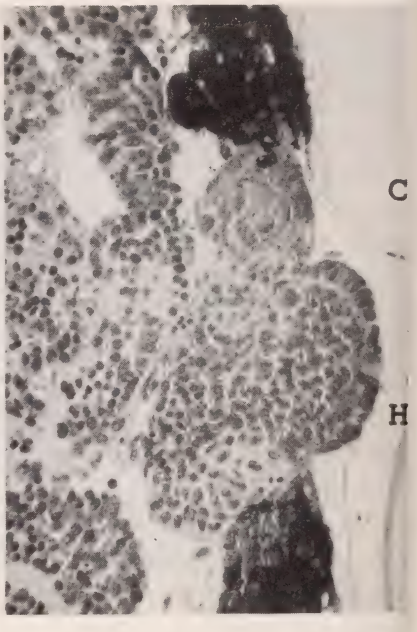


Fig. 36.

Oeil cultivé en présence d'hypophyse: C régénérat de cristallin; H, l'hypophyse.

pour voir son action sur la régénération *in vitro*. Les yeux étaient explantés dans des conditions optimum comme dans la première série d'expériences. Dans la chambre postérieure était implantée l'hypophyse de la larve opérée. La vitalité des yeux fut la même que dans la première série d'expériences.

L'hypophyse se retrouvait dans la cavité de l'œil entre les plis de la rétine et la pupille. Elle restait dans un état de vitalité par-

fait, sans cellules mortes, aussi bien après 16 jours qu'après un mois (fig. 36).

La régénération de Wolff eut lieu dans plusieurs de ces cultures. Sur onze cas, il y eut 5 régénérations de cristallin très nettes, dont 4 avec une magnifique formation de fibres, correspondant aux stades 7 à 8 (fig. 35, 36) et une avec une vésicule équivalant au stade 4. Les fibres étaient bien formées, se groupant concentriquement et l'épithélium, couvrant le régénérat, un peu atypique. Les régénérats n'étaient cependant pas aussi vigoureux que dans l'œil normal. Le nombre de cellules les composant était petit (environ 25 par coupe, tandis que le régénérat normal en possède à ce stade 50). La grandeur était aussi réduite de moitié linéairement (70 μ contre 130 μ). Les mitoses étaient rares dans ces régénérats, une ou deux sur toutes les coupes. Tout cela indique une vitalité réduite, tendant probablement à un arrêt de la régénération. Mais la substance inductrice ne paraît pas manquer, car nous avons vu que la forme du régénérat est tout autre en l'absence de l'inducteur. C'est dans l'iris ou dans le régénérat même que se trouve la cause du mauvais développement, probablement due au milieu artificiel.

L'hypophyse se trouve, dans tous les cas de régénération, à proximité immédiate du régénérat. Comme sur 10 cultures faites exactement dans les mêmes conditions, mais sans hypophyse, il n'y eut qu'une seule formation de vésicule (stade 4) et jamais de formation de fibres, on peut conclure à une action de l'hypophyse sur la régénération de Wolff. Cette action ne peut pas être le facteur général de croissance, parce que la fréquence des mitoses dans la région ciliaire et la grandeur du nerf optique sont sensiblement les mêmes dans les cultures sans ou avec hypophyse. Ce résultat serait en contradiction avec celui de Nikitenko (1940) qui ne trouva pas de différence sensible dans la régénération selon que les animaux étaient hypophysectomisés ou non. Mais Schotté (1926) a montré que l'hypophysectomie provoquait, chez les *T. cristatus* adultes et chez les larves de *Salamandra*, soit l'absence de régénération des pattes et de la queue, soit l'arrêt du processus déjà en cours, soit, en tout cas, un grand retard dans la régénération. L'opération est, par contre, restée sans effet sur les larves de *T. cristatus*; l'auteur suggère qu'ici l'influence de la thyroïde est peut-être prépondérante. Dans l'explantat, l'absence de glandes

endocrines est totale et le rôle de l'hypophyse peut être mis en évidence chez les larves de *T. cristatus*.

Culture de l'iris seul. — L'explantation de l'iris avec la cornée, mais sans rétine, ne donna en 15 jours aucune régénération de cristallin. La cornée resta vivante et dans son épithélium il y eut des mitoses. Elle enveloppa plus ou moins l'iris qui était plissé; la pupille était fermée. Dans le stroma on pouvait observer des mélanocytes bien étalés. Parmi eux se trouvaient plusieurs leucocytes de grande dimension chargés de pigment phagocyté. La partie ciliaire prolifère vivement, montrant beaucoup de mitoses, en donnant un régénérat de rétine. Celui-ci ne peut pourtant pas se développer normalement parce que baignant directement dans le milieu de culture. Dans un cas où les explantats, cultivés par quatre dans une même cuve, s'étaient collés l'un à l'autre, la rétine régénérée resta protégée et put se développer jusqu'à la différenciation de ses couches, possédant même des bâtonnets.

Culture d'autres organes. — Ayant trouvé une bonne méthode pour la culture de l'œil, j'ai essayé de l'appliquer à d'autres organes. La condition de réussite est l'absence de circulation interne et la présence d'un tissu protégeant du milieu liquide. De telles conditions se trouvent rarement réunies. Cependant on peut supposer que de petits morceaux d'organes peuvent bien se passer de circulation interne, être nourris et respirer par diffusion à travers les cellules.

Le cœur larvaire explanté dans mon milieu vivait et battait à un rythme un peu ralenti après 40 jours; un autre encore après deux mois; mais, au bout de trois mois, il était immobile. La préparation microscopique du premier cœur montra que les muscles étaient encore bien conservés, tandis que dans l'autre cœur ils avaient presque complètement disparu; seuls quelques fibrocytes persistaient.

Un fragment de peau dorsale est resté vivant 30 jours. Il s'est arrondi en une vésicule creuse, entourée d'épithélium pluristratifié, vivant et montrant des mitoses assez fréquentes (fig. 37, 38). Sa surface était couverte de cellules mortes représentant au moins 5 mues successives. Au-dessous de l'épithélium se rencontraient des glandes muqueuses, pluricellulaires, avec des noyaux à la base des

cellules et un contenu transparent. Le chorion se trouvait sous l'épithélium d'un côté de la vésicule seulement. Là où l'épithélium s'était formé de nouveau, probablement par prolifération, pour fermer la vésicule, le chorion ne s'observait pas. L'intérieur de la vésicule était rempli de cellules conjonctives très clairsemées. Sous

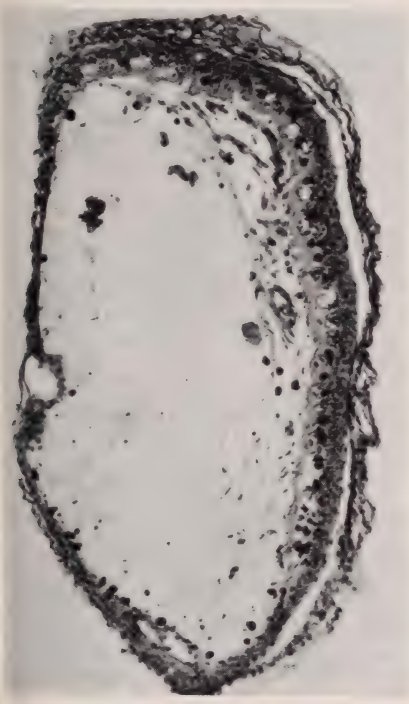


Fig. 37.
Explantat de la peau larvaire, après 30 jours.

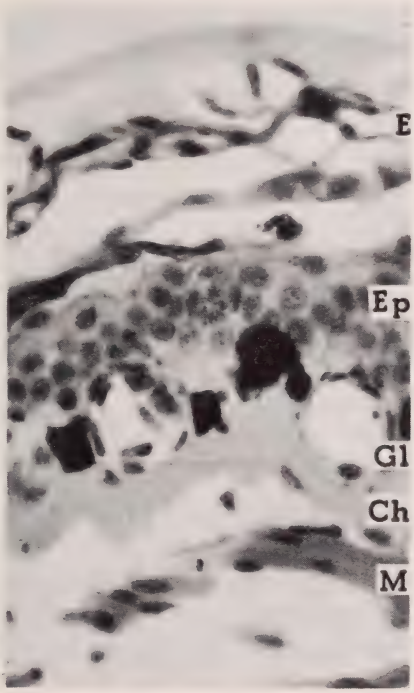


Fig. 38.
La même préparation sous un grossissement plus fort. E = « mue », Ep = épithélium pluristratifié, Gl = glandes muqueuses et chromatophores contractés, Ch = chorion, M = quelques muscles; à l'intérieur de la vésicule plusieurs macrophages.

l'épithélium se trouvaient des chromatophores noirs bien étalés par endroits et vivants. Quelques muscles, qui avaient été détachés avec la peau, persistaient et leur striation était visible. Dans d'autres muscles, le noyau était encore vivant mais la striation avait disparu. A part ces éléments de l'organisation normale qui avaient persisté,

on trouvait dans la vésicule de grandes cellules phagocytaires avec un noyau lobé et d'autres d'une taille énorme, contenant plusieurs noyaux. Elles étaient remplies de granules pigmentaires phagocytés.

L'explantat d'une patte entière montre après un mois un épiderme normal et une vaste cavité contenant le reste des organes. Les pièces squelettiques encore cartilagineuses persistent, mais les extrémités des doigts dégénèrent et leur cartilage n'est plus vivant. La plupart des muscles ont disparu, mais il reste encore des fibres isolées à striation parfaite. Un seul muscle, attaché avec un tendon sur le tibia, est encore présent. La patte entière, trop organisée, ayant besoin d'une circulation interne, ne peut pas persister longtemps en culture, dans son état normal.

Les branchies larvaires ont entièrement dégénéré, ne formant plus à la fin (1 mois) qu'une petite boule de cellules. Dans les fragments de foie explantés, les fibrocytes et les canaux biliaires persistent encore (40 jours), tandis que le tissu glandulaire a disparu.

Ces quelques expériences montrent la possibilité d'appliquer cette méthode à une survie prolongée de maints organes de vertébrés à sang froid. Elle demande naturellement encore des perfectionnements et il faut trouver les organes aptes à être cultivés. Une enveloppe épithéliale protectrice est probablement nécessaire. Il est curieux qu'un tissu aussi hautement organisé que la rétine se soit montré le plus apte à être cultivé. Pour les animaux à sang chaud, cette méthode serait peut-être aussi utilisable, mais je n'ai fait aucune expérience dans ce sens.

Je rappellerai ici l'« organisme intestinal » de Fischer qui conserva dans un milieu liquéfié son organisation interne, tout en perdant ses villosités et en se contractant. Dans l'extrait additionné de Ringer, la forme extérieure se maintint (les villosités), mais la structure interne était bien dédifférenciée. Fischer (1930) espérait qu'on « pourrait trouver de vraies conditions de vie dans un milieu liquide et qu'il serait possible de conserver des organes très longtemps en vie ». Parker (1936) constata aussi que « la présence d'un coagulum de plasma n'est pas absolument nécessaire à la survie prolongée et à un développement des tissus cultivés dans le sérum ».

Les yeux que j'ai cultivés montraient aussi une parfaite survie dans du plasma liquide, tandis que l'extrait de tissus s'était révélé insuffisant.

IX. CONCLUSIONS

Comment se présente le mécanisme de la régénération du cristallin d'après l'ensemble des expériences et des données bibliographiques que j'ai mentionnées ?

Pour que la régénération ait lieu, il faut trois conditions:

1º la capacité de l'iris à régénérer,

2º l'action rétinienne,

3º l'absence de l'action cristallinienne.

1. La capacité de l'iris à régénérer un cristallin est un fait peu répandu parmi les Vertébrés. Elle n'est positivement connue dans les stades larvaires et adultes que chez certains Urodèles. A l'état embryonnaire, elle a été observée aussi chez les Anoures et chez le Poulet (van Deth 1939). Cela permet de penser que la capacité régénératrice existe en principe dans tout iris, mais qu'elle disparaît avec la capacité de régénération en général. Elle se conserve seulement chez les Urodèles, dont on connait le pouvoir exceptionnel de régénération. A en croire les expériences de Töröö, un passage par la culture de tissus rendrait l'iris de Mammifères, n'ayant jamais possédé la capacité régénératrice, susceptible de régénérer un cristallin, lorsqu'il est implanté dans l'œil. Cela confirme l'hypothèse que cette capacité existerait en principe mais qu'elle serait masquée par un état spécial de l'organe.

Aucun indice ne permet de spéculer sur les causes profondes de cette capacité et même si l'on essaye de l'expliquer par la presence d'une organisine, d'après Dalq (1941), on introduit une notion de plus, sans valeur explicative. Les causes profondes nous seront dévoilées au moment où l'énigme de la vie nous sera connue.

2. L'action rétinienne est due à une substance excrétée par la rétine qu'on peut appeler inducteur ou substance rétinienne. Elle diffuse dans le corps vitré; son action est maximum près de la pupille (Mikami). Elle provoque la régénération dès les premiers stades. Elle est utilisée directement par les cellules de l'iris. Là, elle agit comme un stimulant, déclenchant toutes les potentialités nécessaires à la formation du cristallin, à moins qu'elle ne devienne elle-même le matériel nécessaire à la différenciation

du tissu du cristallin. Son action peut être comparée à celle des ferments. On ne connaît que peu de chose sur sa nature. Elle doit être très spécifique: en dehors de la rétine aucun tissu ou corps chimique ne possède semblable action. L'adsorption par le kaolin, l'ultrafiltration par l'agar, la lenteur de diffusion à travers la poudre de talc, montrent que la substance doit être un corps organique avec de grosses molécules. C'est tout ce qu'on peut dire de sa nature chimique; les recherches ultérieures, aidées par la méthode décrite ici, de culture des organes, permettront peut-être d'en préciser la nature.

La substance rétinienne provoque la régénération dès qu'elle dépasse un certain seuil. Présente en quantités très petites, elle ne suffit pas pour la régénération. Quand il y en a un peu plus, elle peut provoquer la formation d'une vésicule. Pour la genèse des fibres, une concentration beaucoup plus forte, dépassant un deuxième seuil, est nécessaire. Elle agit constamment; elle ne déclenche pas seulement la régénération, mais la soutient. Dès que la substance disparaît, le régénérat déjà formé cesse de se développer et subit une histolyse. Même un cristallin formé a peut-être un besoin constant de cette substance pour son maintien normal.

Les différences de concentration de la substance rétinienne déterminent la polarisation du cristallin formé. Vers la chambre postérieure où la concentration est forte se forme le saillant fibreux; vers la chambre antérieure, avec une concentration plus faible, se forme l'épithélium.

3. Le cristallin en place inhibe la régénération, non par le processus de sécrétion admis par Spemann mais par une absorption de la substance active. Il est même possible qu'il utilise pour son métabolisme la substance absorbée. Il n'y a pas à faire intervenir une action mécanique telle que la pression sur l'iris. La disparition du cristallin, et par là-même, la cessation de la neutralisation de la substance rétinienne, est la seule cause provoquant, ou mieux, permettant la régénération.

La régénération une fois en cours, le régénérat absorbe bientôt une telle quantité de substance inductrice que la formation d'un régénérat supplémentaire anormal n'est plus possible. Le centre du régénérat utilise la majorité de la substance, l'enlevant ainsi aux parties périphériques: ceci fait se localiser l'ébauche diffuse du

régénérat qui se trouvait, au début de la régénération, tout le long du bord de l'iris.

Cet équilibre entre les tissus nous montre le principe du maintien de l'organisation normale en présence des forces régénératrices. De semblables équilibres doivent exister entre tous les organes, tissus ou parties du corps pour permettre une organisation typique et éventuellement une réparation (régénération) tendant à reconstituer l'organisation normale.

X. RÉSUMÉ

1. Mes expériences sur la régénération du cristallin ont été faites sur des larves de *Triton cristatus*. Une étude descriptive du phénomène m'a permis de définir 13 stades de régénération correspondant à ceux que Sato avait établis pour *T. taeniatus*.

La vitesse de régénération est semblablement la même dans les deux espèces; elle est plus lente chez diverses espèces de *Triturus* et encore plus dans les larves de *Salamandra maculosa*.

2. La présence de la rétine ou d'une portion de rétine est nécessaire pour la régénération du cristallin. L'ablation de la rétine *in situ* ne fait cependant que retarder le processus, car la rétine extirpée ne tarde pas à être elle-même régénérée. Cependant, le début de la genèse du cristallin s'effectue avant même qu'un régénérat visible de rétine ait été réalisé. Par contre, la différenciation du régénérat ne se poursuit qu'en présence de tissu rétinien. La réimplantation immédiate de la rétine extirpée supprime pratiquement tout retard dans la néoformation du cristallin.

3. J'ai greffé sur le sommet de la tête la calotte antérieure de l'œil (iris et cornée) après enlèvement du cristallin et de tout le reste de l'œil. On pouvait, semble-t-il, s'attendre à une suppression de la régénération du cristallin en l'absence de la rétine. Cependant, la rétine est ici encore régénérée, vers la troisième semaine, à partir de la *pars ciliaris*. Toutefois, tant que cette régénération n'est pas commencée, le cristallin lui-même n'est pas régénéré. Cette concordance dans le temps entre les deux processus souligne le rôle essentiel de la rétine.

4. Si l'on greffe, en même temps que le segment antérieur de l'œil, un fragment de rétine, le retard dans la régénération du cristallin se trouve généralement réduit, mais il existe quand même. La greffe d'un œil entier sans cristallin ne montre pas ce retard.

5. J'ai implanté, dans l'œil privé de cristallin et de rétine, divers tissus pour voir s'ils pouvaient suppléer la rétine absente. La rétine de Triton adulte a donné des résultats positifs; la rétine de Crapaud et celle de Bœuf paraissent posséder une certaine activité.

Les implantations de rétine larvaire séchée ou tuée par l'eau chaude ou fixée dans l'alcool, celles de corps vitré de Bœuf, de foie de Triton n'ont donné aucun résultat.

Il en a été de même de l'introduction dans l'œil de fragments d'agar-agar imprégnés de diverses substances connues comme évocateurs artificiels de la plaque neurale.

L'implantation des mêmes tissus ou fragments sous la calotte antérieure de l'œil greffée sur le front est une méthode inutilisable, car les implantats sont toujours expulsés.

6. Diverses expériences m'ont permis d'observer la formation de régénérats de cristallin à partir de diverses parties de l'œil. Toutefois, les tissus néoformateurs (iris, *pars iridis* de la rétine, rétine elle-même) ne peuvent engendrer un cristallin que là où ils forment un repli.

7. J'ai cherché à préciser de quelle manière le cristallin empêche la régénération à partir du bord de l'iris; on a invoqué pour expliquer cette action inhibitrice soit une action mécanique, soit un processus chimique.

La réimplantation immédiate du cristallin que l'on vient d'enlever entraîne une inhibition absolue de la régénération de Wolff, même si toute pression sur l'iris est exclue. L'implantation d'un cristallin, 5 jours ou plus après l'ablation de l'organe, provoque l'arrêt de la régénération déjà en cours: on note alors la présence de régénérats en « dégénérescence », semblables à ceux que l'on observe, dans la greffe de l'iris seul sur le front, 5 jours ou plus après l'enlèvement du cristallin. Si le cristallin réimplanté est proche, l'inhibition est totale; s'il est plus éloigné, elle n'est que partielle. Ceci est en faveur d'une action chimique.

8. Pensant que le cristallin pouvait intervenir en absorbant ou adsorbant la substance inductrice rétinienne, j'ai cherché à imiter son action en introduisant dans la chambre postérieure de l'œil des poudres adsorbantes. Seul, le kaolin a donné des résultats positifs extrêmement nets; il inhibe totalement la régénération. L'introduction d'autres poudres (talc, poudre de verre, silica-gel) ne supprime pas la régénération, mais la retarde ou en empêche l'évolution normale, sans doute en perturbant la diffusion de la substance inductrice rétinienne. L'introduction d'obstacles mécaniques (boules de verre, morceaux d'agar) agit dans le même sens.

9. J'ai mis au point une méthode de culture permettant de conserver en vie des yeux entiers, mais privés de la sclérotique et de la cornée. Les milieux solides ne sont pas favorables. Par contre, la survie est d'un mois et plus dans un milieu liquide formé de plasma humain dilué, additionné de tyrode et d'héparine. Une condition essentielle est de soumettre les cultures à une agitation lente et régulière qui assure, en renouvelant constamment le liquide autour de l'explantat, une meilleure nutrition par imbibition. La technique de ces cultures est donnée en détail.

Dans ces conditions, la rétine reste parfaitement vivante; les fibres nerveuses poussent et sortent de l'œil en formant une saillie en forme de boule. Bien que l'iris reste aussi vivant, la régénération du cristallin n'a pas eu lieu, sauf dans un cas sur dix. Encore, le régénérat ne dépassait-il pas le stade 4 et n'avait-il pas formé de fibres.

10. L'implantation d'une *hypophyse* de larve de Triton dans la cavité de l'œil explanté a exercé des effets très remarquables. Sur 11 cas, il y eut 5 cas de régénération du cristallin *in vitro*; 4 allèrent jusqu'aux stades 7 et 8 avec une magnifique formation de fibres. Dans tous les cas où il y eut régénération, l'hypophyse se trouvait à proximité de l'iris.

11. Divers essais ont montré que ma technique d'explantation était applicable à la culture d'autres organes.

XI. BIBLIOGRAPHIE

1922. Alberti, W.: *Zur Frage der Linsenregeneration bei den Anuren.* Arch. Entw.-mech. 50.

1940. Amano, U. et Sato, J.: *Über die xenoplastische Implantation der larvalen Iris des Triturus pyrrhogaster (Boie) in das entlinste Auge der Larven von Hynobius nebulosus Schlegel.* Jap. J. med. Sci., I. Anatomy 8.

1899. Brachet, A. et Benoit, F.: *Sur la régénération du cristallin chez les Amphibiens Urodèles.* Bibliogr. anat. 7.

1936. Capraro, V.: *Studio sul cristallino rigenerato di Triton cristatus.* Boll. Soc. Ital. Biol. sper. 11.

1923. Carrel, A.: *A method for the physiological study of tissues in vitro.* J. exp. Med. 38.

1913. Champy, Ch.: *Réapparition d'une prolifération active dans des tissus différenciés d'animaux adultes cultivés en dehors de l'organisme.* C.R. Soc. Biol. 75.

1933. Ciaccio, G.: *Ricerche di morfologia causale sulla rigenerazione multipla del cristallino dei Tritoni adulti.* Arch. de Biol. 44.

1891. Colucci, V.: *Sulla rigenerazione parziale dell'occhio nei Tritoni. Istogenesi e sviluppo.* Mem. della R. Ac. Sci. Ist. Bologna, Ser.5, 1.

1941. Dalcq, A.: *L'œuf et son dynamisme organisateur.* Paris.

1939. van Deth, J. H. M. G.: *Linseninduktion und Linsenregeneration beim Hühnerembryo.* Amsterdam, Diss.

1942. Dinnean, F. L.: *Lens regeneration from the iris in Urodeles and its inhibition by lens reimplantation.* Proc. Soc. exp. Biol. a. Med. 49.

1922. Erdmann, R.: *Praktik der Gewebepflege oder Explantation, besonders der Gewebezüchtung.* Berlin.

1926. Filatow, D.: *Über die Entwicklung des Augenkeimes einiger Amphibien in vitro.* Arch. Entw. mech. 107.

1900. Fischel, A.: *Über die Regeneration der Linse.* Anat. H. (Meckel u. Bonnet) 14.

1903. —— *Weitere Mitteilungen über die Regeneration der Linse.* Arch. Entw.mech. 15.

1922. Fischer, A.: *A three months old strain of epithelium.* J. exp. Med. 35.

1922. —— *Cultures of organised tissues.* J. exp. Med. 36.

1930. —— *Gewebezüchtung.* München.

1929. FISCHER, A. et PARKER, R. C.: *Dauerzüchtung in vitro ohne Wachstumsbeschleunigung.* Arch. exp. Zellf. 8.

1942. FISCHER, Ilse: *Grundriss der Gewebezüchtung.* Jena.

1932. GLÜCKSOHN, S.: *Aussere Entwicklung der Extremitäten und Stadieneinteilung der Larvenperiode von Triton taeniatus Leyd. und Triton cristatus Laur.* Roux' Arch. 125.

1914. GOLDSCHMIDT, M.: *Der Mechanismus des Abbaus und der Resorption der Linse.* Graefe Arch. Ophth. 88.

1907. HARRISON, R.: *Observation on the living developing nerve fibre.* Proc. Soc. exp. Biol. a. Med. 4.

1934. IKEDA, Y.: *Beitrag zur Analyse der Wolffschen Linsenregeneration durch xenoplastische Implantation der Iris in das entlinste Auge bei Triton und Hynobius.* Arb. anat. Inst. Sendai. 16.

1935. —— *Über die Regeneration von Augenbechern an verschiedenen Körperstellen durch isolierte Irisstücke.* Ibid., 17.

1936. —— *Neue Versuche zur analyse der Wolffschen Linsenregeneration.* Ibid., 18.

1941. IKEDA, Y. et AMATATU, H.: *Über den Unterschied der Erhaltungsmöglichkeit der Linse bei zwei Urodelenarten (Triturus pyrrhogaster und Hynobius nebulosus), die sich bezüglich der Fähigkeit zur Wolffschen Linsenregeneration voneinander wesentlich verschieden verhalten.* Jap. J. med. Sci., I. Anatomy, 8.

1940. IKEDA, Y. et KOJIMA, T.: *Zur Frage der paralysierenden Wirkung der Linse auf die auslösenden Faktoren für die Wolffsche Linsenregeneration.* Ibid., 8.

1936. KESSELYAK, A.: *Beiträge zur Kenntnis der Auslösungsfaktoren der Wolffschen Linsenregeneration.* Arch. Entw. mech., 134.

1926. KOBAYASHI, S.: *Über die Spezifität von Eiweiss der Diemyctilus-Linse die sich nach der Heteromorphose aus Irisepithel regeneriert.* Kyoto Igaku Zassi, 23.

1935. LINDBERGH, C. A.: *An apparatus for the culture of whole organs.* J. exp. Med., 62.

1931. MANGOLD, O.: *Das Determinationsproblem.* III. *Das Wirbeltierauge in der Entwicklung und Regeneration.* Erg. Biol., 7.

1912. MARINESCO, G. et MINEA, J.: *Culture des ganglions spinaux des Mammifères « in vitro » suivant la méthode de Harrison et Montrose T. Burrows.* C.R. Soc. Biol., 73.

1937. MEYER, H. et JABLONSKI, W.: *Cultivation of nerve cells in vitro over a long period.* J. of Anat., 72.

1939. MIKAMI, Y.: *On the problem of lens-induction through tapetum.* Zool. Magazine, 51.

1941. —— *Experimental analysis of the Wolffian lens-regeneration in adult Newt, Triturus pyrrhogaster.* Jap. J. Zool., 9.

1937. Monroy, A.: *Über die Linsenregeneration bei Urodelen verschiedenen Alters, unter besonderer Berücksichtigung der Metamorphose.* Arch. Entw. mech., 137.

1939. —— *Ricerche sulla capacità lentogena dell'iride degli Anfibi.* Ibid., 139.

1896. Müller, E.: *Über die Regeneration der Augenlinse nach Extirpation derselben bei Triton.* Arch. mikr. Anat., 47.

1935. Nakamura, O.: *Temperature influence on lens regeneration in Urodele, Triturus pyrrhogaster (Boie).* Proc. imp. Acad. Tokyo, 11.

1939. Nikitenko, M. F.: *Mehrmalige Restitution der Linse im Triton-Auge.* Bull. Biol. et Méd. expér. U.R.S.S., 8.

1940. —— *On the role of the hypophysis in the restoration of the cristalline lens.* Ibid., 9.

1935. Okada, Y. K.: *The lens potency posterior to the iris.* Proc. imp. Acad. Tokyo, 11.

Oppenheimer, C.: *Handbuch der Biochimie des Menschen und der Tiere.* Jena.

1936. Parker, C. R.: *The cultivation of tissus for prolonged periods in single flasks.* J. exp. Med., 64.

1930. Politzer, G.: *Über den Einfluss der Röntgenstrahlen auf die Regeneration der Linse.* Arch. Entw. mech., 121.

1936*a*. —— *Zur Kausalanalyse der Linsenregeneration.* Ibid., 135.

1936*b*. —— *Zur Frage der Induktion von Linse durch Pigmentepithel.* Ibid., 135.

1900. Rabl, C.: *Über den Bau und die Entwicklung der Linse*, III. Ztsch. wiss. Zool., 67.

1930, 1933, 1935. Sato, T.: *Beiträge zur Analyse der Wolffschen Linsenregeneration*, I., II., III. Arch. Entw. mech., 122, 130, 133.

1940. —— *Vergleichende Studien über die Geschwindigkeit der Wolffschen Linsenregeneration bei Triton taeniatus und bei Diemyctilus pyrrhogaster.* Ibid., 140.

1926. Schotté, O.: *Hypophysectomie et régénération chez les Batraciens urodèles.* C.R. Soc. Phys. Hist. nat. Genève, 43.

1905. Spemann, H.: *Über Linsenbildung nach experimenteller Entfernung der primären Linsenbildungszellen.* Zool. Anz., 28.

1931. Spirito, A. et Ciaccio, G.: *Ricerche causali sulla rigenerazione del cristallino nei Tritoni (Nota preliminare).* Boll. Zool., 2.

1941. Stone, L. S. et Chace, R. R.: *Experimental studies on the regenerating lens and the eye in adult Triturus viridescens.* Anat. Rec., 79.

1926. STRANGEWAYS, T. S. P. et FELL, H. B.: *Experimental studies on the differentiation of embryonic tissues growing in vivo and in vitro.* II. *The development of the isolated early embryonic eye of the Fowl when cultivated in vitro.* Proc. roy. Soc. London (B), 100.

1931. TÖRÖ, E.: *Über die linsenfaserbildende Fähigkeit der Iriszellen bei Hühnern und Ratten auf Grund von Implantationsversuchen von Cornea- und Iriskulturen in linsenlose Auge.* Anat. Anz., 72 (Ergänzungsh., Verh. d. anat. Ges.).

1932. —— *Die Regeneration der Linse in frühen Entwicklungsstadien bei Amblystoma mexicanum.* Arch. Entw. mech., 126.

1914. UHLENHUTH, E.: *Cultivation of the skin epithelium of the adult Frog Rana pipiens.* J. exp. Med., 20.

1919. —— *Studien zur Linsenregeneration bei den Amphibien.* Arch. Entw. mech., 45.

1939. VINNIKOV, J. A.: *Wachstum und Verwandlungen in Gewebekulturen des perzeptorischen Blattes der Netzhaut.* C.R. Acad. Sci. U.R.S.S., N.S., 24.

1914. WACHS, H.: *Neue Versuche zur Wolffschen Linsenregeneration.* Arch. Entw. mech., 39.

1920. —— *Restitution des Auges nach Extirpation von Retina und Linse bei Tritonen.* Ibid., 46.

1938. WADDINGTON, C. H.: *Studies on the nature of the amphibian organisation centre*, VII. *Evocation by some further chemical compounds.* Proc. roy. Soc. London B., 125.

1895. WOLFF, G.: *Entwicklungsphysiologische Studien.* I. *Die Regeneration der Urodelenlinse.* Arch. Entw. mech., 1.

1901. —— *Entwicklungsphysiologische Studien.* II. *Weitere Mitteilungen zur Regeneration der Urodelenlinse.* Ibid., 12.

1903. —— *Entwicklungsphysiologische Studien.* III. *Zur Analyse der Entwicklungspotenzen des Irisepithels bei Triton.* Arch. mikr. Anat., 63.

1941. ZALOKAR, M.: *La rétine et la régénération du cristallin chez les Urodèles.* C.R. Soc. Phys. Hist. nat. Genève, 58.

1942. —— *Action inhibitrice du cristallin dans la « régénération de Wolff ».* Ibid., 59.

1928. ZARNIK, B.: *O stvaranju lentoida iz explantata sarenice.* Liječnički Vjesnik.

Tome 51, nº 27. — Décembre 1944

Aus dem Anatomischen Institut der Universität Zürich
Vorsteher: Professor Dr. G. Töndury.

Der Einbau der Herznerven und Kranzgefässäste in die Faserstrukturen des Epicards

von

Adolf FALLER

Mit 8 Abbildungen im Text.

EINLEITUNG

Das epikardiale Bindegewebe der Kammern, Vorhöfe und grossen Gefässe baut sich aus diagonal zur Herzachse verlaufenden Faserlagen auf. Um die intraperikardialen Abschnitte der Gefässrohre wickeln sich die Kollagenbündel in Schraubentouren. An den Atrien strahlen die Züge fächerartig von der untern Hohlvene und den linken Lungenvenen aus und enden in den Umschlagslinien der Porta venosa oder gehen in die fast zirkulären Fasern der Kranzfurche und des Sinus transversus über. Die Faserbügel des Ventrikelepikards ziehen leicht spiralig verdreht gegen die Herzspitze. Diesen kollagenen Strukturen, die mit Hilfe makroskopischer Präparation und Auffaserung, mit Spaltlinienbildern, Schnitten und polarisations-mikroskopischen Untersuchungen aufgedeckt wurden (Faller 1942—1944), sind elastische Elemente zugeordnet. Ein feines subepitheliales Faserwerk durchsetzt die oberflächliche Bindegewebslage, kräftige elastische Netze finden wir zwischen beiden Kollagenfasersystemen. Die Verformbarkeit der Epikardhaut wird durch Ausgleich der Wellung der Kollagenfasern und die Maschen-

verschiebung der Gitter erreicht. Die elastischen Strukturen führen die Bindegewebszüge in eine ungedehnte Ruhelage zurück.

DER EINBAU DER HERZNERVEN

Vergleichen wir die aus mannigfachen Einzelbeobachtungen abgeleiteten Schemata des Faserverlaufes (Abb. 1 und 2) mit den Darstellungen der Herznervengeflechte, wie sie uns die Tafeln von Scarpa (1794) oder die Arbeiten aus der Schule Worobiews

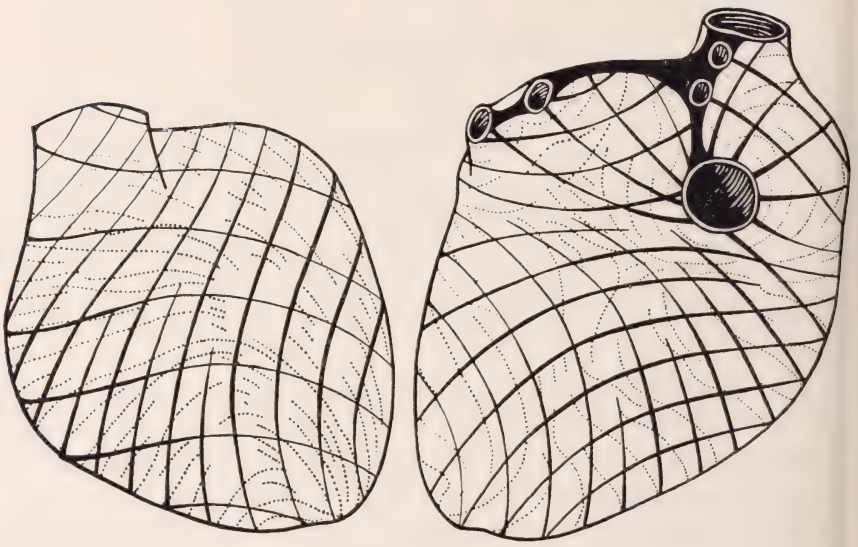


Abb. 1 und 2.

Schematische Darstellung des Faserverlaufes im epikardialen Bindegewebe nach polarisationsmikroskopischen Untersuchungen. Die Anzahl und Dicke der schwarzen Linien soll eine Vorstellung von der Dichte und Derbheit der kollagenen Faserzüge vermitteln. Streichrichtung der oberflächlichen Herzmuskulatur punktiert.

zeigen, so fällt eine weitgehende Übereinstimmung auf. Worobiew (1926) unterscheidet am menschlichen Herzen sechs Grundgeflechte, einen Plexus longitudinalis sinister und dexter der Ventral- und der Dorsalseite, einen Plexus atriorum ventralis und einen Plexus sinus Halleri. Die langgestreckten Maschen laufen auf der Vorderfläche der Kammern leicht spiralig verdreht von links oben nach

rechts unten. Der linke Plexus schlägt die Richtung der Interventrikularfurche ein und umgreift die Herzspitze. Ein Teil seiner Äste steigt in rechtssinnigen Schraubenwindungen an den Wurzeln der Aorta und Pulmonalis aufwärts. Das rechte vordere Geflecht läuft ähnlich wie das linke, doch sind auf dem Conus arteriosus seine Maschen mehr von oben rechts gegen unten links orientiert. Die beiden dorsalen Plexen ziehen von rechts oben nach links unten (Abb. 3). Aus den Untersuchungen von Nauck (1931) kennen wir die mechanische Funktion des Epineuriums. Die gewellten Kollagenbündel lassen eine beschränkte Verlängerung zu und bilden gleichzeitig einen wirksamen Schutz gegen Überdehnung. Ganz entsprechend verhalten sich die Maschen der Herznerven. Jedoch sind ihre Bindegewebshüllen ausserdem noch an vielen Stellen in die Kollagenschichten des Epikards eingebaut (Abb. 4). Dadurch werden die Nervengeflechte und die Gitterstruktur des Epikards zu gemeinsamer mechanischer Beanspruchung verbunden. Die Nervenmaschen werden sich mit der Fibroelastica bei der Verformung des Herzens verschieben, sind aber aufs Beste gegen Überdehnung geschützt, da die Längsseite der Maschen mit der kräftigeren Kollagenfaserung zieht.

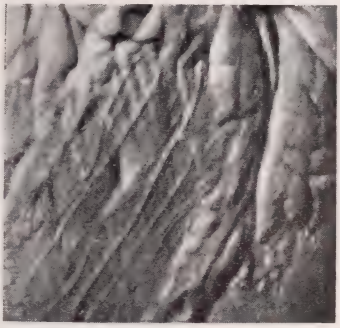


Abb. 3.

Plexus longitudinalis posterior sinister. Ausschnitt aus der Mitte des linken Ventrikels Facies diaphragmatica. Die Streichrichtung der oberflächlichen Herzmuskulatur wird spitzwinklig von den Nervenmaschen überkreuzt. Natürliche Grösse. Formol fixiertes Herz eines Erwachsenen.

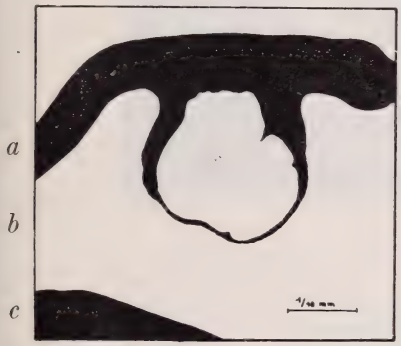


Abb. 4.

Schattenbild vom Einbau des Epineuriums einer Nervenmasche in die Fibroelastica des Epikards. Herz eines 28 jährigen Mannes, Bouin fixiert.

a = Fibroelastica, *b* = subepikardiales Fettgewebe, *c* = Myokard.

DER EINBAU DER KRANZGEFÄSSÄSTE

Herznerven und Kranzgefässe laufen mit Vorliebe mit einander. Wie bei den Nerven finden wir auch bei den Gefässen Beziehungen zu den Kollagenstrukturen des Epikards. Präparieren wir die Epikardhaut vom Herzen ab, so sehen wir, dass die Wände der mittelgrossen Äste auf längere Strecken mit der Fibroelastica fest ver-

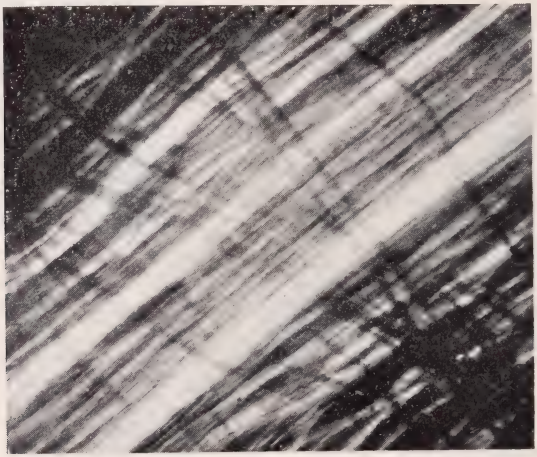


Abb. 5.

Epicardhäutchen vom Herzen eines 54 jährigen Mannes aus dem Sulcus interventricularis dorsalis. Herzachse diagonal. Schwingungsrichtungen des polarisierten Lichtes parallel den Bildkanten. Vergr. 85fach.

a = Verwachsungsleiste der Arterie, *b* = doppelte Leiste der Vene.

wachsen sind. Reissen wir die Gefässe gewaltsam weg, so hinterlässt die Arterie eine schmale Bindegewebsleiste, die Vene eine doppelte kräftige mit dazwischen liegendem verdünntem Streifen. Deutlich treten diese Verwachsungsstellen im polarisierten Lichte hervor (Abb. 5). Gefässadventitia und Epikard tauschen ausgiebig Fasern aus. Der Querschnitt (Abb. 6) zeigt, dass Arterie und Vene, obschon sie mit einander verlaufen, nicht von einer gemeinsamen Gefässscheide umhüllt werden. Bei beiden ist die Adventitia gegen die Fibroelastica zu beträchtlich verdickt. Betrachten wir ein dia-

stolisches Herz mit injizierten Kranzgefässen, so können wir feststellen, dass der Gefässverlauf sich ungefähr an die Anordnung der Kollagenfasersysteme hält (Abb. 7 und 8). Die Astabgabe entspricht weitgehend den Winkeln, unter denen die beiden Bindegewebslagen einander kreuzen. Mit diesem Einbau wird erreicht, dass bei der Herzaktion sich die Gefässe mit den Gittersystemen der kollagenen Fasern verschieben. Die verschieden starke Verwachsung der Arterien und Venen lässt sich aus ihrem Wandbau und ihrer Aufgabe verstehen. Bei den Arterien ist lediglich eine geführte Verschiebung beim Formwechsel des schlagenden Herzens angestrebt. Bei den

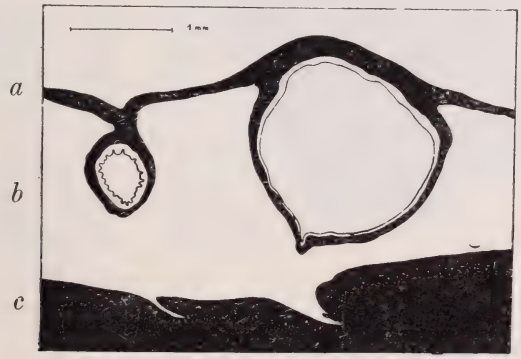
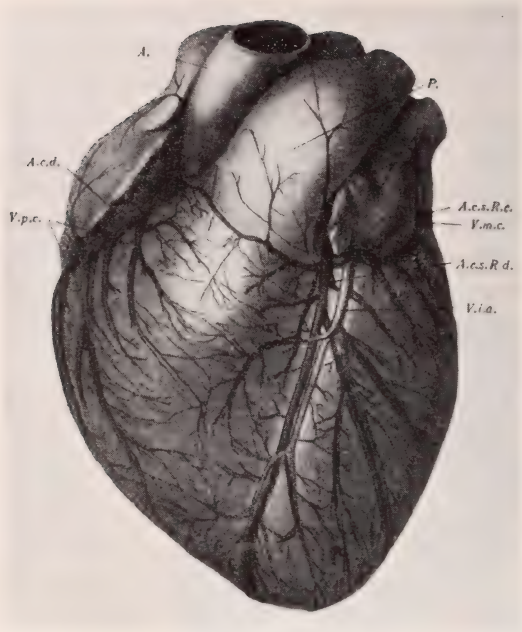


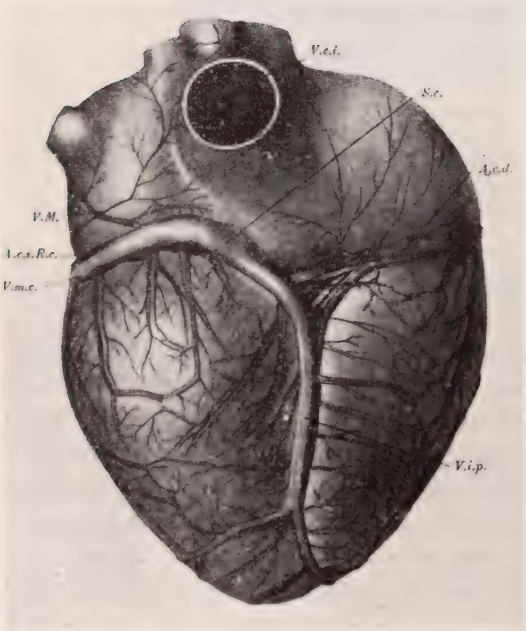
Abb. 6.

Schattenbild vom Einbau der Gefässe in die Fibroelastica des Epicards nach einem Schnittpräparat durch A. und V. interventricularis dorsalis. Herz eines 28 jährigen Mannes, Bouin fixiert.

a = Fibroelastica, *b* = subepikardiales Fettgewebe, *c* = Myokard.

dünnwandigen Venen sollen die am Epikard ansetzenden Zugkräfte gleichzeitig die Lichtung der Gefässe erweitern. Mit beginnender Systole gewinnen die sich kontrahierenden Herzabschnitte eine gewisse Eigenform und verschieben sich gegen das Perikard, dem sie mit kapillärem, von wenig Flüssigkeit erfülltem Spaltraum anhaften. Der Lungenzug, der durch das Perikard hindurch auf die Herzwand wirkt, und die Kontraktion der Herzmuskulatur arbeiten einander entgegen. Aus physiologischen Experimenten wissen wir, dass zu Beginn der Systole „das Blut mit grosser Kraft, oftmals im Strahl aus den Koronarvenen herausströmt" (Tigerstedt 1921). Die in diesem Augenblick erfolgende Lüftung der Venen verbessert die





Abflussbedingungen. Ganz besonders gilt dies für die Venae interventriculares. In der Systole kugeln sich die Kammern ab. Dadurch werden die Interventrikularfurchen vertieft. Das dem Perikard anliegende Epikard spannt sich über diese Zwickel hinweg und lüftet sie. Am ausgeprägtesten ist der Einbau der Kranzvenen auf der fettarmen Facies diaphragmatica. Die Vena interventricularis dorsalis kann bis knapp unterhalb des Sinus mit dem Epikard verwachsen sein.

Aus der besondern Struktur des epikardialen Bindegewebes wird uns die Anordnung der Herznervengeflechte und Kranzgefässäste verständlich. Wie überall im Körper sind auch hier die mechanischen Bedingungen der Umgebung für den Verlauf der Gefässe und Nerven von grösster Bedeutung.

Abb. 7 und 8.
Diastolisches Herz mit injizierten Kranzgefässen nach Tandler (1913)

ERWÄHNTES SCHRIFTTUM

1942. FALLER, A. *Über die Struktur des Bindegewebes in der Lamina propria des Epikards.* 7. Versammlung freie Vereinigung der Anatomen an Schweiz. Hochschulen. Schweiz. med. Wschr., Bd. 72, Nr. 37 und 38.

1943-44. —— *Der Faserverlauf im Bindegewebe des Epikards menschlicher Herzen und seine funktionelle Deutung.* Morph. Jb., Bd. 89 S. 280.

1931. NAUCK, E. Th. *Bemerkungen über den mechanisch funktionellen Bau des Nerven.* Erg. H. Anat. Anz., Bd. 72, S. 260.

1794. SCARPA, A. *Tabulae neurologicae ad illustrandam historiam anatomicam cardiacorum nervorum.* Ticini.

1913. TANDLER, J. *Anatomie des Herzens.* Handb. Anat. des Menschen, Bd. 3, Teil 1. Jena.

1921. TIGERSTEDT, R. *Die Physiologie des Kreislaufes*, Bd. 1. Leipzig und Berlin.

1926. WOROBIEW, W. *Über die Nerven des Herzens.* Med. Klinik, Bd. 22, S. 925.

Tome 51, nº 28. — Décembre 1944.

Experimentelle Untersuchungen über die larvale und die imaginale Determination im Ei der Kleidermotte (*Tineola biselliella* Hum.)

von

Martin LÜSCHER

Basel.

Mit 126 Textabbildungen und 6 Tabellen.

INHALTSVERZEICHNIS

I. Einleitung 532

II. Material und Technik 536

III. Die Entwicklung von *Tineola biselliella* 541
- *a*) Embryonalentwicklung 541
- *b*) Larvenentwicklung 548
- *c*) Metamorphose und Morphologie der Imago . . . 551

IV. Empfindlichkeit der verschiedenen Embryonalstadien gegen Ultraviolett 555

V. Beschreibung der erzeugten Defekte 564
- *a*) Keimhautblastemstadium 565
- *b*) Blastodermstadium 571
- *c*) Stadium der Amnionbildung 584
- *d*) Stadium der schiffchenförmigen Keimanlage . . . 588
- *e*) Keimstreifstadium 592

VI. Das Anlagemuster im Ei von *Tineola* 596

VII. Diskussion der Resultate 609
- *a*) Die Genese der Defekte nach der Bestrahlung . . . 610
- *b*) Die Determination im Ei von *Tineola* 613

VIII. Zusammenfassung 623

IX. Literaturverzeichnis 625

I. EINLEITUNG

Mannigfache experimentelle Untersuchungen haben gezeigt, dass es bei den Insekteneiern zwei grundsätzlich verschiedene Determinationstypen gibt (Seidel 1936, Seidel, Bock und Krause 1940), einen regulativen bezw. nicht-determinativen und einen nicht-regulativen bezw. determinativen Eitypus. Zwischen diesen beiden Extremformen, die sich auch morphologisch unterscheiden, gibt es eine Reihe von Übergangsformen.

Die Eier vom regulativen Typus besitzen einen verhältnismässig kurzen Keim. Die „Richtungsorganisation" wird erst spät in der Entwicklung festgelegt, d. h. die Längsachse des Keims deckt sich ursprünglich nicht mit der Eiachse. Der Keim lagert sich häufig um und liegt oft asymmetrisch zur Eiachse. Nach Isolierung von Teilen des sich furchenden Eis tritt meist Selbstregulation ein. Hierzu werden nach den bisherigen Untersuchungen allgemein die Hemimetabolen, so die Odonaten und die Orthopteren, gerechnet.

Die Eier vom nicht-regulativen Eitypus besitzen einen Langkeim, dessen Längsachse sich mit der Eiachse deckt. Das Keimhautblastem ist viel stärker ausgebildet und kann auf der Ventralseite verdickt sein. Nach Isolierung von Teilen des sich furchenden Eis unterbleibt eine Regulation. Die Determination ist im Extremfall schon vor der Eiablage abgeschlossen, und wir sprechen dann vom Typus des Mosaikeis. Allgemein gehören zum nicht-regulativen Typus die Eier der Holometabolen, vor allem der Dipteren und Lepidopteren.

Bei den Eiern vom regulativen Typus können experimentell Zwillinge und Doppelbildungen erzeugt werden. Bei den Übergangsformen führen Ausschaltversuche in jungen Eistadien noch zu harmonischen Zwergbildungen, während bei den Eiern vom nicht-regulativen Typus nach Ausschaltversuchen die überlebenden Teile entsprechend ihrer prospektiven Bedeutung ausgebildet werden.

Experimentelle Untersuchungen von Seidel (1926—1936) an *Platycnemis (Odonata)* und (1924) an *Pyrrhocoris (Hemiptera)*, von Krause (1934) an *Tachycines (Orthoptera)*, von Du Bois (1938) an

Sialis (Megaloptera), von SCHNETTER (1934) an *Apis (Hymenoptera)*, von REITH (1931) an *Camponotus (Hymenoptera)*, von EWEST (1937) an *Tenebrio (Coleoptera)*, von HEGNER (1908 und 1911) an Chrysomeliden *(Coleoptera)*, von MASCHLANKA (1938) an *Ephestia (Lepidoptera)*, von HOWLAND und SONNENBLICK (1936) an *Drosophila (Diptera)*, von PAULI (1927) an *Calliphora (Diptera)* und von REITH (1925) an *Musca (Diptera)* haben gezeigt, dass die untersuchten Insektengruppen sich nach dem Determinationszustand ihrer Eier in folgender Reihenfolge ordnen lassen. Die Reihe geht vom extrem regulativen Typus zum extrem nicht-regulativen Eitypus:

Odonata		*Hemimetabola*
Hemiptera	regulativ	„
Orthoptera		„
Hymenoptera		„
Megaloptera	Übergang	„
Coleoptera		„
Lepidoptera	nicht-	„
Diptera	regulativ	*Holometabola*

Betrachten wir nun die einzelnen Ergebnisse der Untersuchungen über die Regulationsfähigkeit:

Bei *Platycnemis* konnte SEIDEL weitgehende Regulationsmöglichkeiten nachweisen. Durch Erhitzen mit dem Thermokauter und durch Ultraviolett-Bestrahlung konnten mannigfache Zwillings- und Doppelbildungen erzielt werden. Nach Abtrennen eines Teils des Dotters durch Schnürungen kamen auch Zwergbildungen zu Stande. SEIDEL ist es gelungen, den Determinationsvorgang im Ei von *Platycnemis* zu analysieren. Dabei entdeckte er ein sogenanntes Bildungszentrum, das im hinteren Eipol liegt, und von dem eine Wirkung ausgeht, ohne welche die Determination der Keimanlage unmöglich ist und welche ihrerseits einen andern Reaktionsort, das sogenannte Differenzierungszentrum aktiviert. Vom Differenzierungszentrum aus verbreitet sich dann ein Stoff von Zelle zu Zelle, der diese zur Bildung der Keimanlage anregt. Bildungs- und Differenzierungszentrum konnten später von den Schülern SEIDELS auch bei vielen andern Insekteneiern nachgewiesen werden.

Bei *Tachycines* erzeugte KRAUSE Zwillingsbildungen, indem er durch Anstich mit einer feinen Glasnadel das Eimaterial in zwei Teile spalten konnte.

Bei *Apis* hat SCHNETTER durch Schnürungen harmonische Verkleinerungen, sog. echte Zwerge erzielen können.

Mit der gleichen Methode gelang es auch DU BOIS, bei *Sialis* harmonische Zwerge zu erzeugen.

Bei *Tenebrio* konnte EWEST im Stadium der vollendeten Keimanlage bis zu 30% der Eilänge mittels Thermokauter abtöten, wonach der Restkeim zum Ganzen regulierte und ebenfalls eine harmonische Zwergbildung lieferte. Trotzdem müssen wir (mit SEIDEL) HEGNERS Feststellung des Mosaiktypus bei Coleopteren bestätigen, denn eine so starke Regulationsbefähigung besitzt die Keimanlage nicht von Anfang an. Durch keinerlei Ausschaltversuche war es möglich, in jüngeren Stadien die Keimanlage zu vergleichbaren Regulationsleistungen anzuregen. Es scheint also hier das Stadium der vollendeten Keimanlage, welches demjenigen der Amnionbildung der Lepidopteren entspricht, eine kritische Phase in der Entwicklung zu bedeuten. Vielleicht vollzieht sich hier ein Übergang zu endgültiger Determination.

Bei *Ephestia* konnte MASCHLANKA keine Zwergbildungen erzeugen; hingegen wurden im Keimhautblastemstadium noch geringfügige Regulationsleistungen nachgewiesen. So können die letzten zwei Abdominalsegmente nach Ausschaltung wieder ergänzt werden. Ausserdem besitzt in diesem Stadium die Kieferregion (Mandibeln, Maxillen und Labium) in sich noch die Fähigkeit zur Ganzbildung.

Werden bei den Dipteren unmittelbar nach der Eiablage Teile des Eis durch Brennung abgetötet, wie dies von REITH durchgeführt wurde, so bilden die überlebenden Teile ihre Organe entsprechend ihrer prospektiven Bedeutung aus. Das gleiche Resultat ergaben die Schnürungsversuche von PAULI. Lediglich ganz kleine Mehrleistungen konnten beobachtet werden, so etwa, dass sich der Teilembryo gegen die Wunde durch ein Hypodermisepithel abschliesst.

Bei allen diesen Untersuchungen ist die imaginale Determination unberücksichtigt geblieben. Nur für *Drosophila* wurde von GEIGY (1931 *b*) gezeigt, dass ein imaginales Determinationsgeschehen unabhängig vom lar-

valen abläuft. GEIGY ist es gelungen, durch Totalbestrahlung der Eier mit Ultraviolett rein imaginale Defekte, Unterdrückungen und Mehrleistungen zu erzeugen. Damit war erstmals der experimentelle Beweis für die Existenz spezifisch imaginaler Anlagen in jungen Embryonalstadien eines holometabolen Insekts erbracht. GEIGY unterscheidet ein frühzeitiges larvales Determinationsgeschehen, das schon vor der Eiablage seinen Abschluss findet und ein späteres imaginales Determinationsgeschehen, das in jungen Keimstreifstadien (Mitte der zweiten Entwicklungsperiode) abläuft.

Die vorliegende Arbeit soll nun untersuchen, ob diese Doppelspurigkeit im Determinationsgeschehen auch bei einem andern Insekt mit holometaboler Entwicklung, bei der Kleidermotte *Tineola*, besteht. Nach den oben erwähnten Untersuchungen über die larvale Determination gehören die Lepidoptereneier dem nichtregulativen Typus an. Hingegen wurde schon von MASCHLANKA (1938) neben der Isopotenz der Furchungskerne eine gewisse Regulationsfähigkeit der letzten Abdominalsegmente und der Kieferregion im Keimhautblastemstadium nachgewiesen. Über die imaginale Determination der Schmetterlinge liegen Untersuchungen von BODENSTEIN (1935–1941) vor. Nach ihm wird die Determination der Flügel in Embryonalstadien abgeschlossen, während diejenige der Beine erst in Raupenstadien erfolgt, nämlich in Qualität Vorder-Hinterbein in sehr jungen, in Qualität Femur-Tibia-Tarsus aber erst in den letzten Raupenstadien.

Es soll nun durch ultraviolette Eibestrahlung bei *Tineola* der Versuch gemacht werden,

1. die larvale Determination genauer zu erforschen;
2. rein imaginale Anlagen im Ei nachzuweisen;
3. wenn dies gelingen sollte, nähere Aufschlüsse über die imaginale Determination zu erhalten;
4. auf Grund der durch lokalisierte Bestrahlung zu erzielenden Defekte ein Anlagemuster im Ei zu rekonstruieren;
5. auf Grund der Resultate die Stellung der Lepidopteren in der nach dem Determinationszustand der Eier aufgestellten Ordnung der verschiedenen Insekten zu untersuchen.

II. MATERIAL UND TECHNIK

Die Kleidermotte *(Tineola biselliella)* eignet sich ihrer Anspruchslosigkeit wegen vorzüglich als Laboratoriumstier. Die Zucht derselben fusst auf den Erfahrungen, die GEIGY und ZINKERNAGEL (1940) bei der Ausarbeitung einer technischen Grosszucht gemacht haben. Von dort wurde mir bereitwilligst Material und die zur Aufzucht verwendete besonders behandelte Zuchtwolle zur Verfügung gestellt, wofür ich an dieser Stelle Herrn Dr. ZINKERNAGEL bestens danken möchte. Bei der Optimaltemperatur von 24° im Thermostat beträgt die Entwicklungsdauer von *Tineola* durchschnittlich 3 Monate; sie ist jedoch grossen Schwankungen unterworfen und kann in Extremfällen 6 Wochen bis 9 Monate betragen. Diese letzteren, ausserordentlich langen Entwicklungszeiten sind meist auf eine Infektion mit *Nosema*-Sporen zurückzuführen (vergl. LOTMAR 1940).

Eiablage. — Für vorliegende Untersuchungen war es besonders erwünscht, möglichst viele gleichaltrige Eier zu erhalten. Dies wurde folgendermassen erreicht: etwa 400 Schmetterlinge beiden Geschlechts wurden in ein ½-Liter-Einmachglas gebracht, und dieses wurde mit Cellophan trocken zugebunden. Bis zur Ablage habe ich die Schmetterlinge auf diese Weise bei Zimmertemperatur und bei Tageslicht darin belassen. Zur Ablage wurden dann 5—6 farbige, etwa 2×3 cm grosse Gabardine-Wollstücke in das Glas gebracht, und das Ganze in den Thermostat bei ca. 24° Temperatur in Dunkelheit gestellt. Nach 30 Minuten wurden die Wollstücke gewechselt und die inzwischen darauf abgelegten Eier mit einem sehr feinen, kurzhaarigen Pinselchen herausgelöst. Auf diese Weise können in Zeit von 30 Minuten 50—100 Eier gewonnen werden. Die Ablage kann drei- bis viermal nacheinander wiederholt werden; dann jedoch sinkt die Eizahl stark herab, und die Tiere müssen vor erneuter Ablage wieder etwa 8—12 Stunden ohne Wollsubstrat in Zimmertemperatur dem Licht ausgesetzt werden. Frisch geschlüpfte Schmetterlinge können 3—4 Tage zur Eiablage verwendet werden, in welcher Zeit sich 20—30 Gelege von je 50—100 Eiern erzielen lassen. Es zeigt sich, dass die so erhaltenen Eier ziemlich gleichaltrig sind. Die ersten Entwicklungsstadien bis zum Stadium der schiffchenförmigen Keimanlage werden fast parallel durchlaufen. Später macht sich ein starkes Variieren der Entwicklungsgeschwindigkeit, auch bei gleichbleibenden Bedingungen, geltend. Der Zeitpunkt des Schlüpfens kann um 48 Stunden variieren, was für eine Entwicklungszeit von nur 10 Tagen etwa 20% ausmacht.

Bestrahlung. — Sämtliche Versuche wurden mit einer Kleinhöhensonne „Hanau A 150" mit I.G.-Phosphatglasbrenner durchgeführt. Diese Lampe hat 25% der Strahlungsintensität im Gebiet des Ultraviolett von 280—400 mμ Wellenlänge, wobei auf das sog. DORNO-Ultraviolett, das zwischen 280 und 300 mμ liegt und das biologisch besonders

wirksam sein soll, etwa ein Drittel bis ein Viertel dieser ultravioletten Strahlen fallen (Seitz 1938/39). Zur Aufnahme der Eier wurde der von Geigy (1931 *a*) konstruierte und eingehend beschriebene Apparat benützt. Bei diesem Apparat werden mittels eines Zahnrades in einer Wachsplatte Vertiefungen entsprechender Grösse angebracht, in die die Eier zu liegen kommen. Der Lampenabstand wurde konstant auf 20 cm, die Temperatur mit Hilfe eines Ventilators konstant auf 23—24° gehalten. Die Bestrahlungsdauer betrug für Totalbestrahlungen ½—2 Minuten, was einer etwa ½mal so starken Dosis entspricht, als sie Geigy (1931 *b*) für die entsprechenden *Drosophila*-Experimente anwandte. Die Eier von *Drosophila* sind also gegen Ultraviolett widerstandsfähiger. Die Vertiefungen, die der Schlitten von Geigy's Apparat in der Wachsfläche hinterliess, waren für Motteneier etwas zu kurz und wurden deshalb nach einer Seite mit einer Nadel erweitert.

Grosse Schwierigkeiten machte die Orientierung der Eier, da sie äusserlich gar keine sicheren Anhaltspunkte aufweisen und in ihrer äusseren Form sehr variabel sind. Bei einzelnen Eiern (ca. 40%) erkennt man jedoch deutlich einen stumpferen und einen spitzeren Pol. In diesen Fällen kann man mit ziemlicher (98%-iger) Sicherheit annehmen, dass der stumpfe Pol vorne ist. Es wurden deshalb zur Bestrahlung nur die Eier verwendet, die deutlich Vorder- und Hinterpol unterscheiden liessen. Schwieriger als die Ermittlung des Poles gestaltete sich die Feststellung der zu bestrahlenden Seite, d. h. der Ventral-, Dorsal- und Lateralfläche der Eier. Die bestrahlte Seite konnte überhaupt erst nach der Bestrahlung, und zwar rückschliessend durch Vormarkierung, ermittelt werden. Die bestrahlte Seite wurde gleich nach der Bestrahlung durch Betupfen mit einem ganz feinen Pinselchen mit Tusche gekennzeichnet. Im Alter von 72 Stunden nach der Eiablage war es nun möglich, im durchfallenden Lichte, unter Wasser (oder besser in 40%-igem Alkohol, da die Eier in ihm besser untersinken, und durch ihn in keiner Weise geschädigt werden) die Umrisse des Keimstreifs zu erkennen. Dann liess sich rückschliessend feststellen, auf welcher Seite das Ei bestrahlt worden war. Gleichzeitig wurde auch kontrolliert, ob der mutmassliche Vorderpol wirklich vorn war, was dadurch erleichtert wurde, dass die Tuschmarke nach der Bestrahlung auf die vermutlich hintere Eihälfte gesetzt worden war. Ausserdem wurde nun noch von jedem Ei mittels des Okularmikrometers im Binokular die Länge gemessen, aus Gründen, auf die wir weiter unten noch zurückkommen werden.

Bei der Bezeichnung der bestrahlten Seite wurde so vorgegangen, dass der ganze Umfang des Eis in 12 Teile eingeteilt wurde, wie dies aus dem in Abbildung 1*a* dargestellten Schema eines Querschnitts durch ein Ei ersichtlich ist. Einfach sind die Bezeichnungen dorsal, ventral, rechts und links zu verstehen. Liegt jedoch die der UV-Lichtquelle am meisten zugekehrte Fläche beispielsweise zwischen rechts und ventral, so heisst die Bezeichnung entweder rechts-ventral oder ventral-rechts, je nachdem die Fläche mehr nach der rechten oder nach der ventralen Seite zu liegt.

Für zonenweise Bestrahlungen bestimmter, zwischen den Polen ge-

legener, dorsaler, ventraler oder lateraler Eiabschnitte, wurde ein Spalt von 0,06 mm Breite verwendet. Dieser wurde durch Entzweischneiden eines gewöhnlichen, mikroskopischen Deckglases erhalten. Eine Reihe von Versuchen hat gezeigt, dass das Deckglas praktisch für Ultraviolettstrahlen undurchlässig ist, indem die Eier durch das Deckglas mit einer 20-fachen Letaldosis bestrahlt werden können, ohne dadurch irgendwie geschädigt zu werden. Nach dem Schneiden mit dem Diamant wurden die beiden Deckglashälften, mit den Schnittflächen gegeneinander, so nahe als möglich aneinander geschoben und durch Glasbrücken mittels Kanadabalsam fixiert. In Abbildung 1*b* ist zu erkennen, wie dies durchgeführt wurde, und wie sodann die ganze Einrichtung an dem mit einer Mikrometerschraube regulierbaren Schirm des GEIGY'schen Apparates angebracht wurde.

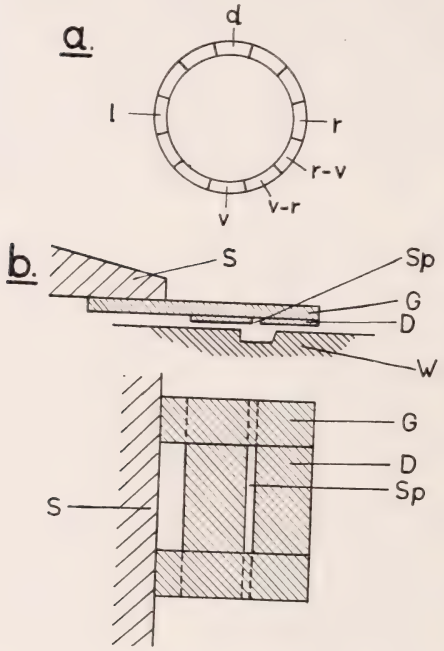


ABB. 1.

Zur Bestrahlungstechnik: *a*) Schematischer Querschnitt durch ein Ei. *d* = dorsal, *v* = ventral, *l* = links, *r* = rechts, *r–v* = rechts-ventral, *v–r* = ventral-rechts. — *b*) Darstellung des Abschirmapparates im Schnitt und von oben. S = Schirm, Sp = Spalt, G = Glasbrücke, D = Deckglas, W = Wachsplatte mit der zur Aufnahme des Eies bestimmten Vertiefung.

Der Spalt konnte nun in gleicher Weise quer über 10 der Vertiefungen in der Wachsfläche gelegt werden. Die Abb. 2 veranschaulicht, wie die Eier unter dem Spalt orientiert worden sind. Die linke Wand aller 10 Grübchen war dem Spalt genau parallel. Nun wurden die Eier so in die Grübchen gelegt, dass der stumpfere Vorderpol die linke Wand der Vertiefung unter allen Umständen berühren musste. Sodann wurde der Spalt unter dem Binokular mit Hilfe des Okularmikrometers in die gewünschte Lage geschoben, nachdem der Nullpunkt des Okularmikrometers mit der linken Wand des Grübchens in Übereinstimmung gebracht worden war. In Abb. 2 ist oben das Okularmikrometer dargestellt. Der Spalt liegt in diesem Falle bei Teilstrich 8–10 (er ist genau 2 Teilstriche breit) bei einer Eilänge von 21 Teilstrichen, wie sie dem Durchschnitt entspricht. Da nun aber die Eilänge sehr stark variiert, von $17\frac{1}{2}$ bis 23 Teilstrichen, d. h. von 0,52 bis 0,69 mm, so lag für eine gleich bestrahl-

te Serie der Spalt relativ zur Eilänge für jedes Ei an einer andern Stelle. Es war deshalb erforderlich, für jedes Ei die Länge zu messen, was, wie schon oben erwähnt, bei der Unter-Wasser-Untersuchung durchgeführt wurde. Aus diesen Messungen liess sich nun nachträglich ohne weiteres individuell, für jedes Ei die genaue Lage der Bestrahlungszone relativ zur Eilänge, und zwar in Prozenten ausgedrückt, berechnen. Hierbei wurde, wie dies in der SEIDEL'schen Schule üblich ist (vergl. SEIDEL 1940, KRAUSE 1939), der Hinterpol mit 0%, der Vorderpol mit 100% benannt. Demnach liegt die Bestrahlungszone in dem Beispiel der Abb. 2 (Teilstrich 8–10 von vorne bei einer Eilänge von 21 Teilstrichen) bei 52,3 bis

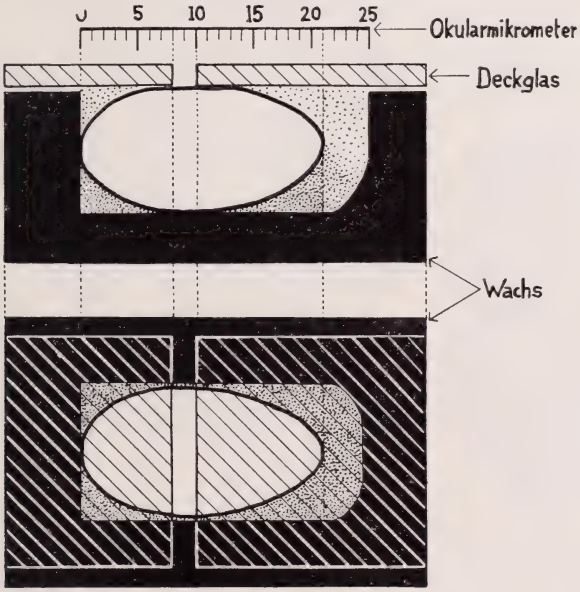


ABB. 2.

Zur Bestrahlungstechnik. Ansicht eines Eis in seiner Wachsvertiefung von der Seite und von oben. Der Spalt im Deckglas hat eine Breite von zwei Unterteilungen des Okularmikrometers. In unserem Falle liegt er bei Teilstrich 8–10 von vorne bei einem 21 Teilstriche langen Ei. Wenn wir nun den Hinterpol mit 0%, den Vorderpol mit 100% bezeichnen, so liegt der Spalt bei %-Teilstrich 52,5–62.

61,9% (~ 52,5–62%), vom Hinterpol an gemessen und die ganze Eilänge zu 100% angenommen.

Aufzucht. — Nach der Unter-Wasser-Untersuchung wurden die Eier auf Zuchtwolle-Stückchen in Präparatengläschen von der Grösse 15/50 mm mit Korkverschluss gebracht und genau bezeichnet. In diesen Gläschen blieben die Raupen dann während der ganzen Aufzucht bei einer konstanten Temperatur von 24° C. Kurz nach dem Schlüpfen

wurden die Raupen bei ca. 100-facher Vergrösserung unter dem Binokular auf etwaige, durch die Bestrahlung hervorgerufene, Defekte hin untersucht. Hierbei galt besondere Beachtung der Kotabgabe und dem Köcherbau. Sodann wurden die Raupen alle 8 Tage auf ihren allgemeinen Zustand hin geprüft, bis sie ca. 4½ Wochen nach dem Schlüpfen aus dem Ei, d. h. kurz bevor sich die ersten unter ihnen verpuppten, einer zweiten, genauen Kontrolle unterzogen wurden. Alle 8 Tage wurde dann wieder kontrolliert, sodass keine Puppe der Beobachtung entgehen konnte, da die Puppenruhe mindestens 9, meistens aber 10 oder 11 Tage beträgt. Die Puppen wurden aus ihrem Köcher herauspräpariert, was für die Weiterzucht nicht nachteilig ist, und ebenfalls genau untersucht; denn in den meisten Fällen sind Imaginaldefekte schon an ihnen zu erkennen.

Die geschlüpften Imagines wurden zur Untersuchung mit Aether betäubt, und die abnormen Tiere in betäubtem Zustand in 80%-igen Alkohol gebracht. Die Zeichnungen der Imagines wurden, wenn immer möglich, angefertigt, bevor diese in den Alkohol kamen, da sie später leicht die Schuppen verlieren. Das Photographieren der abnormen Raupen und Schmetterlinge erwies sich wegen der benötigten, grossen Tiefenschärfe als sehr schwierig und im Resultat unbefriedigend. Deshalb wurden die meisten Fälle in Zeichnungen festgehalten.

Histologische Technik. — Die Fixierung der Eier und der kleinen Räupchen erfolgte durch Überschütten mit heissem Petrunkewitsch (ca. 50°). Pikrinsäuregemische durchdringen das Chorion nicht, und die Entwicklung geht ungehindert weiter. In Petrunkewitsch aber müssen die Eier von *Tineola* nicht angestochen werden; denn die Flüssigkeit dringt ziemlich rasch ein, und durch die Wärme werden die Eier sofort abgetötet. Auch das Chorion von *Ephestia* lässt (nach Maschlanka 1938) das Petrunkewitsch-Gemisch leicht eindringen, während das Chorion von *Drosophila* vollkommen undurchlässig ist. Es scheint hier ein genereller Unterschied zwischen der Beschaffenheit des Chorions von *Ephestia* und *Tineola* einerseits, und von *Drosophila* andrerseits, zu bestehen. Wie später noch dargelegt werden soll, scheint das Chorion von *Drosophila* auch für Ultraviolettstrahlen weniger durchlässig zu sein.

Nach 12–24–stündigem Fixieren kommen die Eier in 80%-igen Alkohol, in dem sie nun angestochen werden müssen, da sonst der Alkohol nicht eindringt, und die Eier stark schrumpfen. Da sie jetzt durch das Fixieren hart geworden sind, gelingt das Anstechen mit einer geschliffenen Nadel sehr leicht. Vor dem Einbetten wurden die Eier und Embryonen meist in alkoholischer Boraxcarminlösung angefärbt, was das Orientieren der kleinen Objekte im Paraffin erleichtert. Eingebettet wurde über Dioxan oder Xylol in Paraffin und orientiert unter der Präparierlupe. Die Schnittdicke betrug meist 8 μ. Als Färbung wurde Delafield's Hämatoxylin, meist ohne Gegenfärbung, verwendet.

III. DIE ENTWICKLUNG VON *TINEOLA BISELLIELLA*

Voraussetzung für die Durchführung entwicklungsphysiologischer Untersuchungen, und auch zum Verständnis meiner Experimente, ist die Kenntnis der embryonalen und postembryonalen Entwicklung, sowie der äusseren Erscheinung der Adultform.

a) Embryonalentwicklung.

Das Ei hat eine ovale bis elliptische Gestalt, ist aber meist in Form und Grösse sehr unregelmässig, wie dies schon Titschack (1922) festgestellt hat. Oft ist die Unregelmässigkeit der Eioberfläche durch das Substrat, das die Eier bei der Ablage aufgenommen hat, bedingt. Die Eier können infolge Einklemmung zwischen Wollfasern ziemlich tiefe, seitliche Einkerbungen, ja sogar geringe Knickungen aufweisen, durch die die Entwicklung aber in keiner Weise beeinträchtigt wird. Wie schon im letzten Kapitel angeführt, weisen die Eier in manchen Fällen einen stumpferen und einen spitzeren Pol auf, wobei dann meist der stumpfe Pol vorne ist.

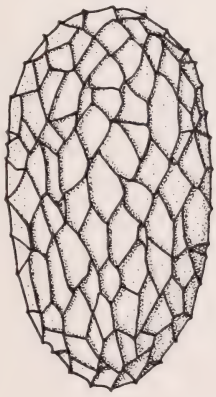


Abb. 3.
Eistruktur von *Tineola*.

Die Oberfläche des Eies ist weiss, opalisierend und zeigt unregelmässige Vertiefungen (vergl. Abb. 3), sodass sie nach Titschack (1922) an das Aussehen einer Morchel erinnert. Dieser Vergleich ist jedoch irreführend, da die Vertiefungen lange nicht so ausgeprägt sind wie diejenigen einer Morchel (vergl. Abb. 5). Das ganze Chorion ist überzogen mit unregelmässigen Leisten (Abb. 3), die jedoch im Schnitt keine Verdickungen, sondern nur Ausbuchtungen des Chorions darstellen (Abb. 5). Diese Strukturen des Chorions sind wahrscheinlich, wie auch bei andern Insekteneiern, als Negativ der Follikelzellen aufzufassen. Die Mikropyle konnte am lebenden Ei nicht beobachtet werden; auch am fixierten Ei ist sie nur selten erkennbar. Sie ist sehr ähnlich wie diejenige von *Plodia*

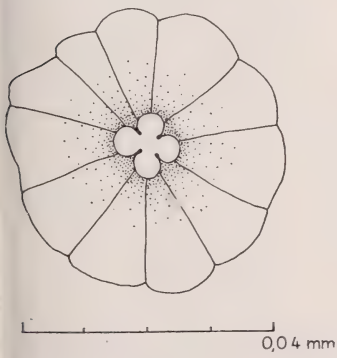


Abb. 4.
Mikropyle des *Tineola*-Eis.

(vergl. MÜLLER 1938) und besteht aus einer kreuzblumenförmigen Öffnung, die umgeben ist von einer aus 8–10 Dreiecksfeldern bestehenden Rosette (Abb. 4). Der ganze Mikropylenapparat misst etwa 0,04 mm im Durchmesser, was ungefähr ein Sechstel bis ein Siebentel des Eidurchmessers ausmacht. Abb. 4 zeigt die Mikropyle in einer Aufsicht vom Pol her. Ob sie in einer Vertiefung oder auf den Chorionleisten, etwa an einer Verzweigungsstelle derselben, liegt, konnte nicht festgestellt werden.

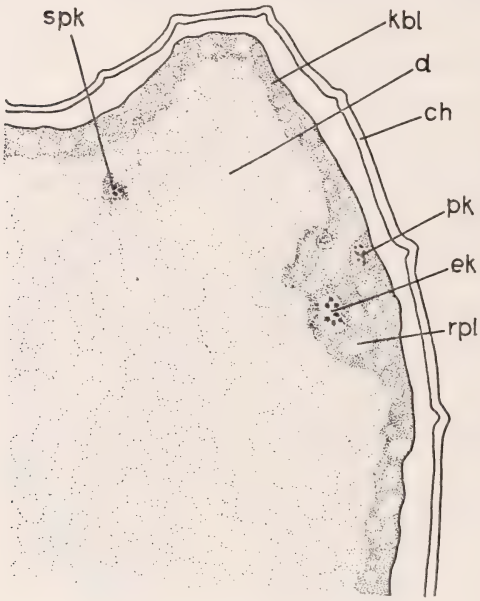


ABB. 5.

Schnitt durch ein Ei im Alter von 2 Stunden zur Zeit der zweiten Reifeteilung. *ch* = Chorion mit den vorstehenden Leisten im Schnitt, *kbl* = Keimhautblastem, *d* = Dotter, *rpl* = Richtungsplasma, *ek* = Eikern in Teilung, *pk* = erster Richtungskörper, *spk* = in den Dotter eingewanderter Spermakern.

Die Entwicklung verläuft bei *Tineola* im Ganzen ähnlich wie bei *Ephestia* (SEHL 1931, MASCHLANKA 1938). Anders ist hauptsächlich die zeitliche Aufeinanderfolge der verschiedenen Entwicklungsphasen was aus der Zeittafel der Normalentwicklung zu entnehmen ist.

Zur Zeit der Ablage befindet sich der Eikern etwa in der ersten Reifeteilung, welche im Richtungsplasma erfolgt. Dieses liegt (Abb. 5 und 6) als spindelförmige Verdickung des Keimhautblastems in der vorderen Eihälfte durchschnittlich bei %-Teilstrich 64,7–82,8, doch kann seine Lage ziemlich verschieden sein, wie die Zahlen für vier Messungen zeigen:

a) 51–76%-Teilstrich
b) 60–81%- »
c) 74–85%- »
d) 74–89%- »

Nach MASCHLANKA ist die Lage des Richtungsplasmas bei *Ephestia* nicht an eine bestimmte Eiseite gebunden. Ob dies für *Tineola* auch zutrifft, liess sich einstweilen nicht feststellen, da hier das Keimhautblastem auf alle Seiten gleichmässig verteilt ist und nicht, wie bei *Ephestia*, im Laufe der Entwicklung auf der Ventralseite verdickt wird. Im Alter von 2 Stunden erfolgt die zweite Reifeteilung im Richtungsplasma (Abb. 5) und kurz darauf, nachdem sich der Eikern in den Dotter begeben hat, die Befruchtung, die allerdings nicht beobachtet werden

konnte. Wie bei den meisten Insekten kommt bei *Tineola* wohl stets Polyspermie vor, wobei nur ein Spermakern, vermutlich der zunächst liegende, sich in den Vorkern verwandelt und, von einem Plasmahof umgeben, in den Dotter einwandert (vergl. Abb. 5). Die überzähligen Spermakerne liegen in einer Ausweitung des Keimhautblastems am Vorderpol, wo sie langsam degenerieren und resorbiert werden (vergl. Abb. 6). Im Alter von $2\,^3/_4$ Stunden erfolgt die erste Furchungsteilung (Abb. 6) und im Alter von $3\,^1/_4$ Stunden ist bereits das 8-Kernstadium erreicht. Sodann breitet sich die Kernsphäre, die sich bis anhin nur in der vorderen Eihälfte um das Furchungszentrum, das ungefähr bei %-Teilstrich 70 liegt, befand, nach hinten und allseitig gegen das Keimhautblastem zu aus. Im Alter von 8–8½ Stunden erreichen die ersten Kerne das Keimhautblastem. Inzwischen ist das Richtungsplasma mit den darin enthaltenen Polkörpern (Richtungskörpern) ebenso wie die degenerierenden Spermakerne vollständig verschwunden. Auf Abb. 8 ist deutlich zu erkennen, dass die Furchungskerne das Keimhautblastem zuerst auf der einen Seite erreichen. Bei *Ephestia* (Sehl 1931) erreichen sie es zuerst auf der Ventralseite. Wahrscheinlich trifft dies auch für *Tineola* zu, doch konnte es nicht festgestellt werden. Im Alter von 10 Stunden ist die ganze Oberfläche von grossen Blastodermzellen, die sich noch blasenförmig gegen den Dotter ausbuchten, durchsetzt, doch sind in diesem Stadium, im Gegensatz zu *Ephestia* (Maschlanka 1938), keine Zellgrenzen zu erkennen. Nun setzen lebhafte Kernteilungen in tangentialer Richtung ein, bis das kleinzellige Blastoderm verwirklicht ist, in dem deutliche Zellgrenzen zu erkennen sind. Die Sonderung von

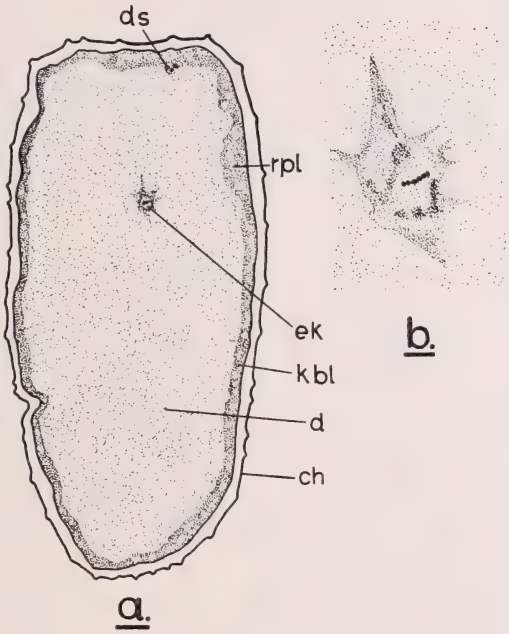


Abb. 6.

Schnitt durch ein Ei im Alter von etwa $2\,^3/_4$ Stunden zur Zeit der ersten Furchungsteilung: *a*) Übersichtsbild. *b*) Der Eikern in Teilung mit der Teilungsspindel. *ch* = Chorion, *d* = Dotter, *kbl* = Keimhautblastem, *rpl* = Richtungsplasma, das bereits abgebaut wird, *ek* = erster Furchungskern in Teilung, *ds* = degenerierende überzählige Spermakerne.

ZEITTAFEL DER NORM

Charakteristik der einzelnen Phasen (Ephestia und Tineola)	Erste Reifeteilung	Zweite Reifeteilung und Befruchtung	Erste Furchungsteilungen. Kerne in der vorderen Eihälfte.	Wanderung der Kerne nach hinten.	Ausbreitung der Kernsphäre. Wanderung der Kerne an die Oberfläche. Vitellophagenbildung.	Einwandern der Kerne ins Keimhautblastem, zuerst auf der Ventralseite ?	Grosszelliges Blastoderm ohne sichtbare Zellgrenzen	Kleinzelliges Blastoderm mit Zellgrenzen.
Besonders markante Stadien (*Ephestia* und *Tineola*)		Keimhautblastem				Blastoderm		
Stunden nach der Eiablage für *Tineola* bei 24° C.	0	2½	4	5½	8	9	11	14
Stunden nach der Eiablage für *Ephestia* bei 24° C.	0			3½	5	6	7½	9
Abbildungen für *Tineola*		4	5		6, 35	7	36	37
Abbildungen bei MASCHLANKA (1938) für *Ephestia*					1			
Abbildungen bei SEHL (1931) für *Ephestia*		3, 4			12, 13			18

LUNG VON *TINEOLA*

	Einwandern von Dotter zwischen Amnion und Serosa an den Polen. Bildung der Kopflappenbucht. Auswachsen der Kopflappen.	Konzentrierung der Keimanlage auf der Ventralseite. Längenwachstum. Mesodermbildung.	Beginnende Segmentierung.	Vollendete Segmentierung. Bildung von Stomodaeum und Proctodaeum.	Sonderung der Organsysteme. Auswachsen der Beine zu Zäpfchen.	Bildung der Mitteldarmanlage. Entodermaler Rückenschluss.	Histologische Differenzierung. Mesodermaler, dann auch ectodermaler Rückenschluss.	Umrollung des Embryo (Blastokinese).		Schlüpfen des Räupchens.
llendete manlage		Schiffchenförm. Keimanlage	Vollendeter Keimstreif						Stad. d. vollendet. Ventr.. krüm.	
18	24	28	36	42	60	72	96	100	144	180
12	14		18	24	36		60	72	84	144
39 0	8, 41	42		9	10				11	
5		7		8	9	10				
		23, 24		29 *b* 31 *a-c* 33, 34		37, 42		29*d*, *e*	29*f*, 41	40

Abb. 7.

Abb. 8.

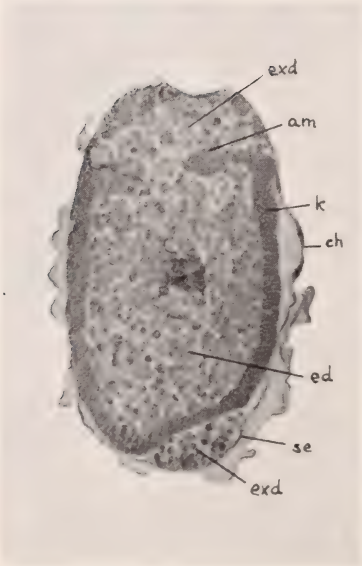


Abb. 9.

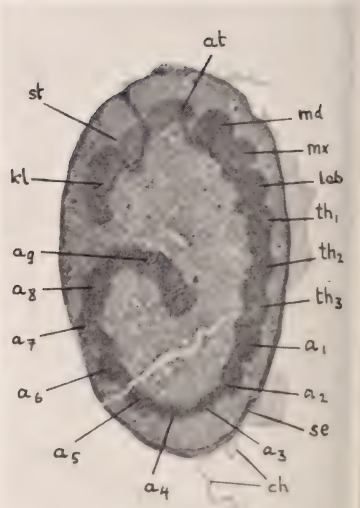


Abb. 10.

Abb. 7. — Schnitt durch ein Ei im Alter von 7 Stunden nach der Ablage. Keimhautblastemstadium kurz vor dem Einwandern der Kerne, die hier fast alle am Rande einer Kernsphäre liegen, ins Blastem.

Abb. 8. — Ei im Alter von 8½ Stunden. Stadium des Einwanderns der Kerne ins Keimhautblastem, der Blastodermbildung. Die Kerne wandern zuerst auf der linken Seite ein, welche möglicherweise die Ventralseite ist.

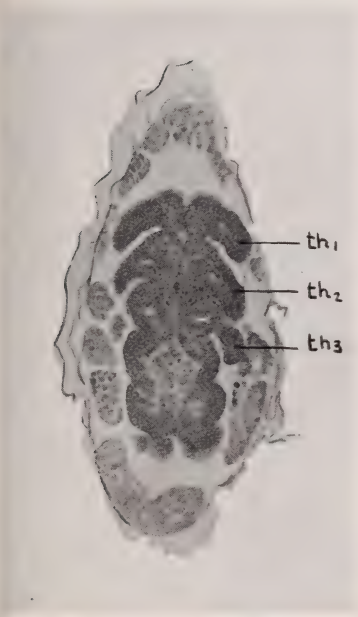


Abb. 11.

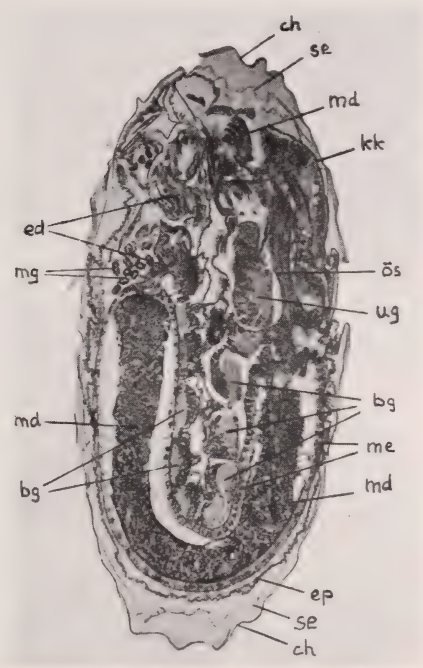


Abb. 12.

Abb. 9. — Schnitt durch ein Ei im Alter von 21 Stunden. Einwandern von Dotter zwischen Amnion und Serosa an den Polen. Bildung der schiffchenförmigen Kiemanlage. *k* = Keimanlage, *am* = Amnion, *se* = Serosa, *ch* = Chorion, *ed* = embryonaler Dotter, *exd* = extraembryonaler Dotter.

Abb. 10. — Ei im Alter von 32 Stunden. Keimstreifstadium während der Segmentierung. Abdomen dorsalwärts zweimal umgebogen. Beginn der Einbuchtung des Stomodaeums. *ch* = Chorion, *se* = Serosa, *kl* = Kopflappen, *st* = Einbuchtung des Stomodaeums, *at md mx lab* = Anlagen von Antenne, Mandibel, Maxille und Labium. Es folgen die drei Thoraxsegmente $th_{1\text{-}3}$ und die 9 Abdominalsegmente $a_{1\text{-}9}$.

Abb. 11. — Frontalschnitt durch ein Ei im Alter von 48 Stunden nach der Ablage. Die Thoraxbeine sind als Zäpfchen ausgebildet: $th_{1\text{-}3}$.

Abb. 12. — Ei im Alter von 162 Stunden mit schlüpfreifer Raupe. *ch* = Chorion, *se* = Serosa, *ep* = Raupenepidermis, *md* = Mandibel, *kk* = Kopfkapsel, *ös* = Oesophag, *md* = Mitteldarm, noch mit Dotter angefüllt, *me* = Mitteldarmepithel, *ed* = Enddarm, *mg* = Malpighi'sche Gefässe, *ug* = mächtig entwickeltes Unterschlundganglion, *bg* = Ganglien des Bauchmarks.

embryonalem und extra-embryonalem Blastoderm, sowie die Bildung der embryonalen Hüllen Amnion und Serosa, gehen in der gleichen Weise vor sich, wie sie MASCHLANKA 1938 sehr genau für *Ephestia* beschrieben hat. Auch die nun folgende Entwicklung entspricht ganz derjenigen von *Ephestia*, sodass sich eine genaue Beschreibung erübrigt. Der Keimstreif wächst nicht so stark in die Länge wie bei *Ephestia*, sodass das Hinterende bei maximaler Ausdehnung niemals dreimal, sondern höchstens zweimal dorsalwärts umgelegt wird (vergl. SEHL 1931, Abb. 31). Auch zeigt der fertig ausgebildete Embryo vor dem Schlüpfen nur e i n e Ventralkrümmung (vergl. Abb. 12) gegenüber z w e i bei *Ephestia* (vergl. SEHL 1931, Abb. 29 *f* und 40). Nach der Umrollung (Blastokinese) liegen Kopf- und Hinterende des Embryos im vorderen Eipol. Bei den im Wollgewebe steckenden Eiern sieht man dann von oben stets die Kopfkapsel der jungen Raupe durchschimmern. Zum Schlüpfen frisst die Raupe am Vorderpol ein kreisrundes, in der Grösse etwa dem Durchmesser der Kopfkapsel entsprechendes Loch in das Chorion. Nach dem Schlüpfen fressen die jungen Räupchen, sofern ihnen noch kein Futter dargeboten worden ist, an der Eischale weiter, oder sie knabbern andere, noch nicht fertig entwickelte Eier an.

b) LARVENENTWICKLUNG.

Morphologie und Entwicklung der Raupe sind von TITSCHACK 1922 eingehend beschrieben worden. Die nachfolgende Schilderung soll sich deshalb auf das beschränken, was für die Beurteilung der durch die Bestrahlung hervorgerufenen Defekte erforderlich ist.

Die frisch geschlüpften Räupchen sind etwa 1–1,5 mm lang. Die Breite der Kopfkapsel beträgt etwa 0,23 mm. Abb. 13 zeigt eine schematische Darstellung einer Raupe in ventraler, lateraler und dorsaler Ansicht. Die Borsten wurden in dieser Zeichnung absichtlich weggelassen, da sie für die Beurteilung von Defekten an frisch geschlüpften Räupchen aus praktischen Gründen nicht mitberücksichtigt werden konnten. Abb. 14 zeigt den Kopf der Raupe in dorsaler und ventraler Ansicht. Die ganze Kopfkapsel ist, im Gegensatz zum übrigen Körper, stark chitinisiert und erscheint deshalb braun gefärbt. In der Ventralansicht ist beiderseits eine etwas dunklere Stelle zu erkennen, deren Bedeutung unbekannt ist. Die Augen fehlen ganz. Besonders stark chitinisiert und dunkel gefärbt sind die Mandibeln, weshalb sie in der Zeichnung schwarz hervorgehoben worden sind. Von der Oberseite erkennt man deutlich die Oberlippe (Labrum), die Antennen und den vorderen Rand der Mandibeln, sowie in vorgestrecktem Zustand die Spitzen der Maxillen und die zu einem Spinnfortsatz umgebildeten Glossae der Unterlippe (Labium). Von der Unterseite ist die Lage der Mundgliedmassen besser zu erkennen. Die Maxillen liegen vor den dunkel gefärbten Mandibeln, und dazwischen liegt das Labium mit dem Spinnfortsatz und den beiden Labialpalpen. Bei TITSCHACK 1922 sind Antenne und Mundgliedmassen

einzeln etwas genauer dargestellt. Die kurze Antenne trägt ein langes, schlankes Haar und verschiedene kolbenförmige Organe, die wohl als Sinneskegel aufzufassen sind. Das Labrum ist ein dünnes Chitinhäutchen, das aussen mit Borsten, innen mit feinen Zähnchen besetzt ist. Die Mandibel ist sehr kräftig ausgebildet und trägt an der scharfen Schneide 5 Zacken, die auf der Innenfläche in Rippen auslaufen. Auf der rostralen Kante stehen zwei Haare. Die Maxille, die im Ganzen typisch gebaut ist, trägt ebenfalls zwei Haare und auf den Lobi sowie auf den Palpen verschiedene, wohl als Sinneskegel zu deutende Organe. Die Lobi

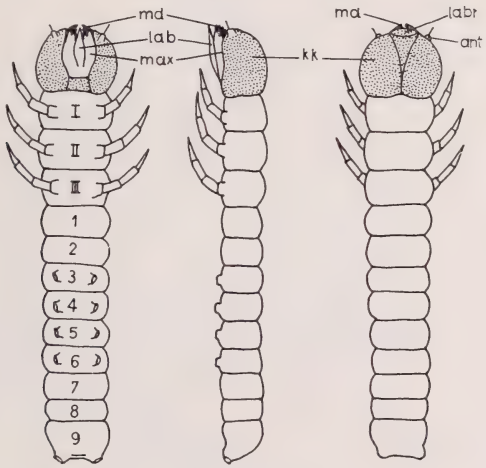


Abb. 13.

Raupe von *Tineola* in ventraler, lateraler und dorsaler Ansicht. *kk* = Kopfkapsel, *labr* = Labrum, *ant* = Antenne, *md* = Mandibel, *max* = Maxille, *lab* = Labium, *I–III* = Thoraxsegmente I–III mit den viergliedrigen Beinen, 1–9 = Abdominalsegmente 1–9, von denen das 3. bis 6. Saugfüsschen tragen. Das 9. Abdominalsegment trägt beiderseits des Afters die beiden Afterfüsse.

interni und externi sind zu einer flachen Platte verwachsen. Die Unterlippe, das Labium ist ausserordentlich beweglich und dient in erster Linie dazu, den Seidenfaden an der Unterlage anzuheften. Die Palpi sind sehr klein, und die Glossae sind zu einem unpaaren Spinnfortsatz verwachsen, in den die Spinndrüsen ausmünden. Die ganze Kopfkapsel ist in bestimmter Anordnung mit einzelnen langen Haaren besetzt, wie es in Abb. 14 zu erkennen ist.

Auf die Kopfkapsel folgen die drei Thoraxsegmente, von denen jedes ein Paar viergliedrige Beine trägt. Auch das Abdomen ist in der für Lepidopterenraupen typischen Weise ausgebildet: es besteht aus 9 Segmenten, von denen das 3.–6. und das 9. Abdominalfüsschen tragen. Die 8 Füsschen des 3.–6. Segments werden in dieser Arbeit einfach Abdo-

minalfüsschen, diejenigen des letzten, 9. Segments Afterfüsschen genannt.

Die Raupen wachsen bis auf eine Länge von 10–13 mm, wobei sie sich nach LOTMAR (unveröffentlicht) 6–10 mal häuten. Nach LOTMAR beträgt die Fressperiode zwischen den Häutungen 7–9 Tage, die Häu-

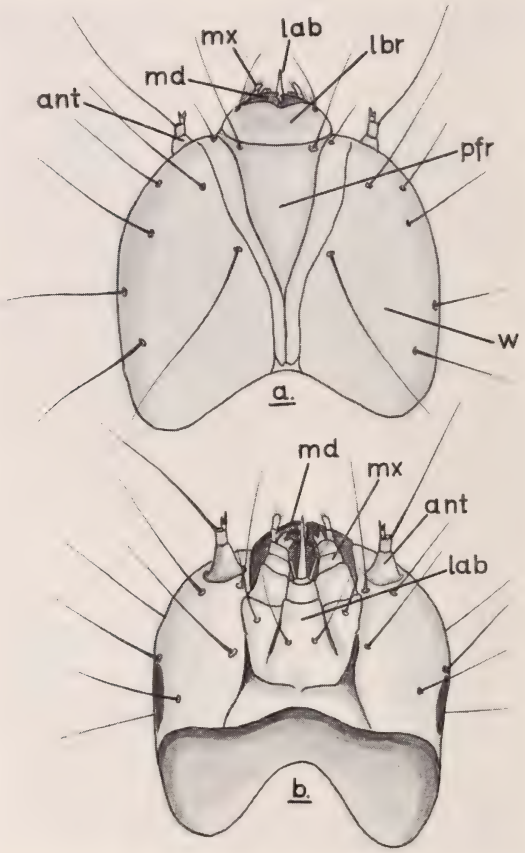


ABB. 14.

Kopf der Raupe von *Tineola*: *a*) von dorsal, *b*) von ventral. *pfr* = Praefrons, *w* = Wangen, *ant* = Antenne, *lbr* = Labrum, *md* = Mandibel, *mx* = Maxille, *lab* = Labium.

tungsperiode, während der die Raupen keine Nahrung aufnehmen, 1½–2½ Tage. Die Raupen häuten sich also alle 8–12 Tage.

Nach dem Schlüpfen beginnt die Raupe sofort mit dem Spinnen eines Köchers, in dem sie dann ihr ganzes Larvenleben verbringt. Bei

einer Temperatur von 24° C. beträgt die Dauer der Larvenentwicklung durchschnittlich zwei Monate, doch ist sie trotz anscheinend gleichbleibenden Bedingungen grossen Schwankungen unterworfen.

c) Metamorphose und Morphologie der Imago.

Schon ganz kurz nach dem Schlüpfen der Raupen treten als erste Imaginalorgane die Imaginalscheiben der Flügel als Hypodermisverdickungen morphologisch in Erscheinung. Sie wachsen während der ganzen Larvenperiode langsam, aber stetig. Im Gegensatz zu den Flügel-

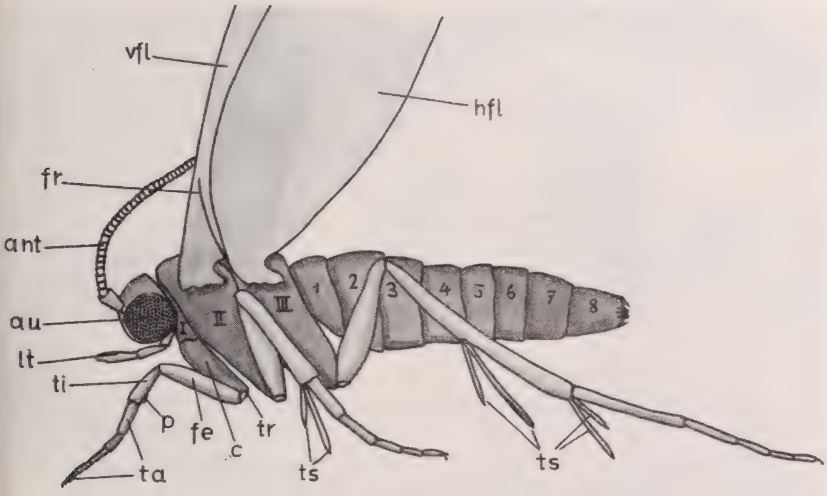


Abb. 15.

Männchen von *Tineola* von der Seite. *ant* = Antenne, *au* = Auge, *lt* = Lippentaster, *c* = Coxa, *tr* = Trochanter, *fe* = Femur, *ti* = Tibia, *ta* = Tarsus (5 Glieder), *p* = Putzapparat an der Tibia des ersten Beins, *ts* = Tibiasporen, *vfl* = Vorderflügel, *hfl* = Hinterflügel, *fr* = Frenulum.

scheiben treten die andern Imaginalscheiben, insbesondere diejenigen der Beine, erst im letzten Raupenstadium auf. Die Metamorphose ist unter andern von Gonin 1894 eingehend beschrieben worden, sodass sich hier eine Schilderung derselben erübrigt. Wichtig für die Auswertung unserer Resultate ist das Studium der äusseren Morphologie der Imago.

Abb. 15 zeigt ein *Tineola*-Männchen von der Seite in schematischer Darstellung. Haare und Schuppen sind weggelassen. Schon bei schwacher Vergrösserung erkennt man deutlich am Kopf neben den grossen Augen die langen, fadenförmigen Antennen und darunter die dreigliedrigen Labialpalpen. Das erste Thoraxsegment ist sehr schmal und von der Dorsalseite her gar nicht zu sehen, wenn nicht der Kopf mit einer Nadel

etwas nach unten gedrückt wird. Auf das zweite und dritte mächtig ausgebildete Thoraxsegment folgen neun Abdominalsegmente, von denen nur acht sichtbar sind. Das neunte, das die Geschlechtsorgane trägt, wird vollkommen vom achten überdeckt und wird nur bei der Paarung ausgestülpt. Das erste Bein, dessen Coxa frei beweglich ist, trägt an der Tibia einen Putzapparat, bestehend aus einigen dickeren und dünneren Haaren, durch den von Zeit zu Zeit die Antenne gezogen wird. Die Coxen des zweiten und dritten Beines sind fest mit den entsprechenden Thorax-segmenten verbunden. Die Tibia des zweiten Beins trägt an ihrem distalen Ende zwei Zapfen oder Sporne, die beim Schreiten auf die Unterlage aufgesetzt werden. Die Tibia des dritten Beins trägt zwei Paar Sporne, das eine etwa in der Mitte der Tibia, das andere am distalen Ende derselben. Am Vorderrand des Hinterflügels erkennen wir in Abb. 15 das Frenulum, das aus zwei langen Borsten besteht, und das in das Retinaculum des Vorderflügels eingreift. Das Retinaculum besteht in einem Hakenapparat auf der Unterfläche des Vorderflügels. Es ist sehr schwer zu sehen und in Abb. 15 nicht dargestellt worden.

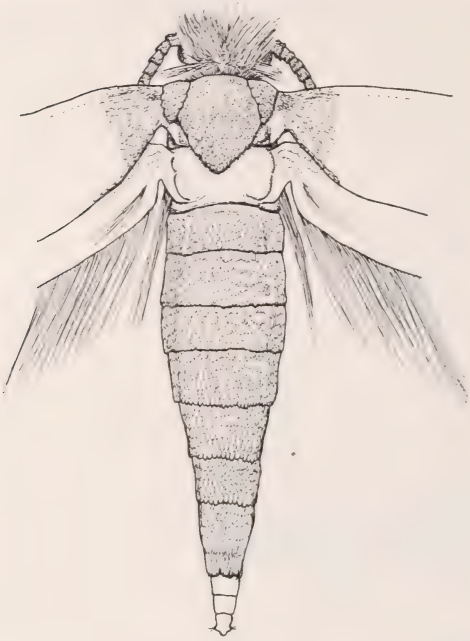


Abb. 16.

Normales Weibchen von der Dorsalseite. Das Tier ist in betäubtem Zustand gezeichnet worden: deshalb ist der Ovipositor (die drei letzten unbeschuppten Abdominalsegmente) ausgestreckt.

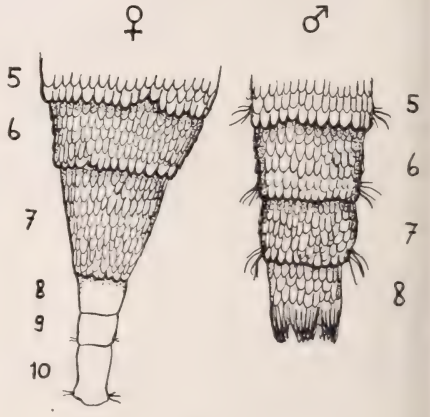


Abb. 17.

Form des weiblichen und des männlichen Abdomenendes.

Abb. 16 zeigt ein Weibchen in Dorsalansicht. Diese Abbildung bringt deutlich die Verteilung der Haare und Schuppen zum Ausdruck. Auf den, mit vielen, langen Haaren besetzten Kopf folgt das erste Thoraxsegment, von dem nur die typische Querreihe von kurzen, starken Borsten zu sehen ist. Der Mesothorax zeigt in der Mitte einen grossen, beschuppten Schild und beiderseits über dem Flügelansatz zwei kleinere, beschuppte, ziemlich bewegliche Schildchen, die Tegulae. Zwischen diesen Schildern und dem Flügelansatz ist der Mesothorax, wie auch der ganze dorsale Teil des Metathorax, unbeschuppt. In der Ruhestellung werden diese nackten Partien durch die stark beschuppten Vorderflügel bedeckt. Die ganze ventrale Seite des Thorax ist vollkommen mit Schuppen bedeckt, ebenso das ganze Abdomen, und zwar beim Weibchen bis zum siebenten, beim Männchen bis zum achten Segment. Die Segmente 8–10 des Weibchens sind zum Ovipositor umgebildet und werden nur bei der Eiablage und etwa in Narkose ausgestülpt. Abb. 17 zeigt ein weibliches und ein männliches Abdomenende von der Dorsalseite. Das weibliche Abdomen ist hinten spitz, auch wenn der Ovipositor im Innern verborgen bleibt. Das männliche Abdomen dagegen ist stumpf und trägt an den Segmenten 5–7 beiderseits Haarbüschel, die, sofern sie noch vorhanden sind, als ebenso sicheres Geschlechts-Unterscheidungsmerkmal wie der Penis oder der Ovipositor dienen können. Wenn diese Haarbüschel fehlen, so ist aber damit noch nicht gesagt, dass es sich um ein Weibchen handelt; denn sie können bei alten Männchen, die schon viel herumgeflattert sind, abgestreift worden sein.

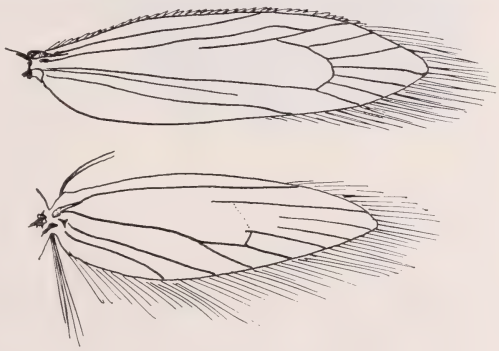


Abb. 18.

Vorder- und Hinterflügel von *Tineola*. Besonders zu beachten ist die Verteilung der Haare.

Die Flügel sind in Abb. 18 dargestellt. Sie weisen am Aussenrand eine ausserordentlich starke Behaarung auf, die die Flugfläche ganz wesentlich vergrössert. Sie befindet sich am Vorderflügel besonders an der Spitze, am Hinterflügel an der Spitze und am Hinterrand. Der Vorderrand des Vorderflügels trägt ganz kurze, aber dicke Borsten. Am Vorderrand des Hinterflügels befindet sich das Frenulum, das, wie schon erwähnt, aus zwei langen, starken Borsten besteht. Das Retinaculum ist auch auf Abb. 18 nicht zu sehen. Am Hinterrand des Hinterflügels sitzt gerade an der Basis ein sehr auffälliges Büschel von langen Haaren. Auch das Flügelgeäder ist in Abb. 18 zu erkennen. Es ist oft nur mehr oder weniger deutlich ausgebildet und ziemlich variabel, indem einzelne

Adern fehlen können. So kann beispielsweise das mittlere Feld geschlossen (Vorderflügel in Abb. 18) oder offen (Hinterflügel in Abb. 18) sein.

Zum Schluss wollen wir noch den Kopf mit den stark zurückgebildeten und funktionslos gewordenen Mundgliedmassen an Hand der Abb. 19 betrachten. An diesem Kopf ist die ganze Behaarung mit Ausnahme derjenigen der Mundgliedmassen entfernt worden. Das Labrum ist in seiner ganzen Ausdehnung nicht zu erkennen, da es teilweise mit der Kopfkapsel verwachsen ist; deutlich sind jedoch die beiden mit starken Haarbüscheln besetzten Seitenlappen desselben. Auch die Mundöffnung unterhalb des Labrums ist nur undeutlich zu sehen. Die Mandibeln sind klein, aber in einem Gelenk beweglich; es wäre denkbar, dass sie noch in beschränktem Umfang funktionieren könnten. Die Mandibeln werden teilweise überdeckt durch die sehr rudimentären Maxillen, die einen dreigliedrigen Palpus tragen, dessen letztes Glied in einige Zacken ausläuft. Die Unterlippe, das Labium ist als solches nicht zu erkennen und fest mit der Kopfkapsel verschmolzen. Sehr auffällig sind jedoch die sehr grossen dreigliedrigen Labialpalpen, die schon von blossem Auge gut zu erkennen sind und die auch in Abb. 15 dargestellt sind. Sie sind vollständig beschuppt und tragen einzelne Borsten. Die Antennen sind in Abb. 19 nicht zu sehen, da sie auf der Dorsalseite des Kopfes stehen (vergl. Abb. 15). Sie sind lang und fadenförmig und bestehen aus 60–80 gleichartigen, beschuppten Gliedern. Gegen das distale Ende zu verjüngen sie sich gleichmässig. Wie in Abb. 15 zu erkennen ist, ist das erste Antennenglied besonders kräftig ausgebildet.

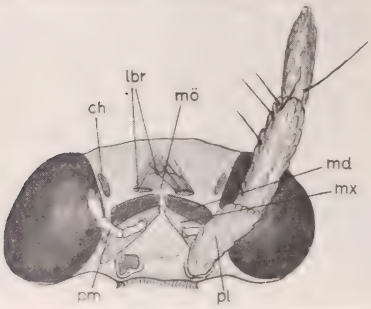


Abb. 19.

Kopf von *Tineola* von der Ventralseite. Der rechte Lippentaster und die Kopfbehaarung sind entfernt worden. *lbr* = Labrum, *mö* = Mundöffnung, *md* = Mandibel, *mx* = Maxille, *pm* = Palpus maxillaris, *pl* = Palpus labialis, *ch* = stark chitinisierte Stelle unbekannter Bedeutung.

IV. EMPFINDLICHKEIT DER VERSCHIEDENEN EMBRYONALSTADIEN GEGEN ULTRAVIOLETT

Zur Untersuchung der Empfindlichkeit wurden keine besonderen Experimente angestellt, sondern es wurden lediglich die Versuche, die zu larvalen und imaginalen Defekten führen sollten, in dieser Hinsicht ausgewertet. Daraus ergibt sich, dass es sich nicht um eine systematische Untersuchung der Empfindlichkeit,

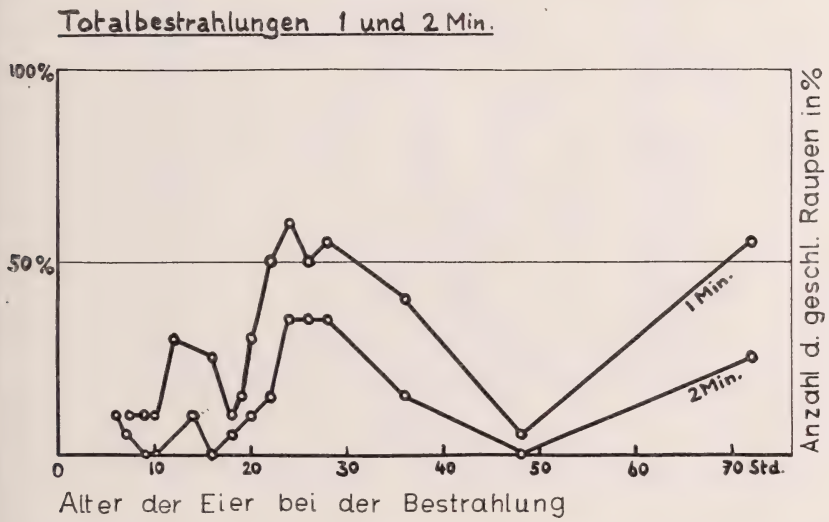


Abb. 20.
Widerstandsfähigkeit der Eier bei Totalbestrahlungen.

bezw. Widerstandsfähigkeit der Eier gegenüber Ultraviolett-Bestrahlung handeln kann. Als Mass für die Widerstandsfähigkeit wurde in den ersten Untersuchungen die Anzahl der überhaupt geschlüpften Raupen, in späteren Untersuchungen nur die Anzahl der geschlüpften normalen, also ganz ungeschädigten Raupen, ausgedrückt in Prozenten der bestrahlten Eier, verwendet. Hierbei wurden normale Larven, die später imaginale Defekte ergaben, ebenfalls als „geschädigt" betrachtet.

Bei der zur Anwendung gelangten Höhensonne (Hanau A 150) kann die Strahlungsintensität nicht verändert werden, und es wurde

mit einer konstanten Bestrahlungsdistanz von 20 cm gearbeitet. Da die Wirkung der ultravioletten Strahlen zweifellos auf photochemischen Prozessen beruht, ist sie ganz wesentlich von der Temperatur abhängig. Diese wurde deshalb mit Hilfe eines Ventilators möglichst konstant auf 23–24° gehalten, sodass die effektive Dosis allein durch die Bestrahlungsdauer bestimmt wurde. Diese wurde

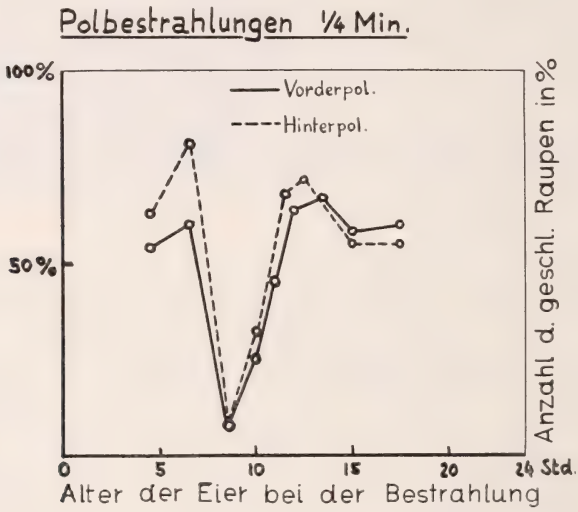


Abb. 21.
Widerstandsfähigkeit der Eier bei Polbestrahlungen.

für Totalbestrahlungen zwischen 5 Sekunden und 2 Minuten, für zonenweise Bestrahlungen zwischen 1 und 12 Minuten gehalten.

Die Abb. 20 zeigt die Widerstandsfähigkeit bei seitlichen Totalbestrahlungen von 1 und 2 Minuten Dauer. Die einzelnen Punkte der Kurven beruhen auf den Resultaten von etwa 30 bestrahlten Eiern. Die Kurven zeigen ein Minimum an Widerstandsfähigkeit, bezw. ein Maximum an Strahlenwirkung bei 9–10 Stunden alten Eiern (Einwandern der Furchungskerne ins Keimhautblastem) und bei 16 Stunden alten Eiern (Stadium der Amnionbildung). Sodann steigt die Widerstandsfähigkeit stark an, um im Alter von 24–30 Stunden (schiffchenförmige Keimanlage) ein Maximum zu erreichen. In den folgenden Entwicklungsstadien sinkt sie wieder bis im Alter von 48 Stunden (Keimstreifstadium) ein drittes Minimum er-

scheint und steigt dann langsam und stetig an bis zum Ende der Embryonalzeit.

Abb. 21 zeigt die Widerstandsfähigkeit bei Polbestrahlungen von 15 Sekunden Dauer. Auffallenderweise ist die Empfindlichkeit der Pole viel höher als die der Seitenflächen des Eis. Auch für die Pole liegt ein Widerstandsfähigkeitsminimum bei 8½ Stunden, während das zweite Minimum bei 15–16 Stunden viel weniger ausgeprägt ist. Das hängt wohl damit zusammen, dass die Keimanlage in diesem Stadium nicht bis an die Pole reicht. Es zeigt sich auch,

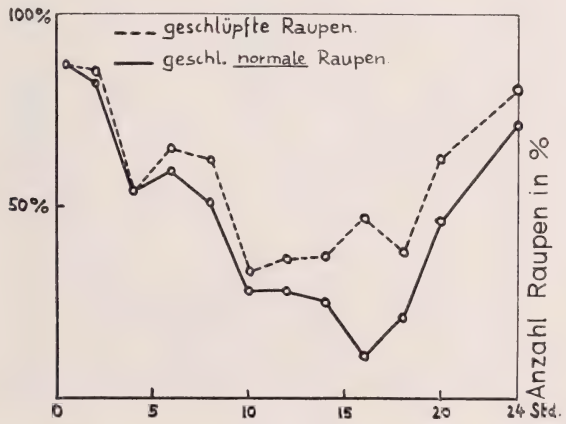


Abb. 22.
Widerstandsfähigkeit der Eier bei zonenweiser Bestrahlung.

dass der vordere Pol im Allgemeinen etwas empfindlicher ist als der hintere.

Alle folgenden Untersuchungen betreffen zonenweise Bestrahlungen, und zwar bei einer Bestrahlungsdauer von 8 Minuten. Diese Versuche umfassen total 833 bestrahlte Eier. Zur Ermittlung der Kurven in Abb. 22 und 27 wurden nur die Zonen grösster Empfindlichkeit herangezogen, nämlich (wie später noch gezeigt werden soll, Abb. 34–42) die Bestrahlungszonen 40–50%, 50–60%, 60–70% und 70–80% (-Teilstrich). In Abb. 22 gibt die gestrichelte Kurve die Schlüpfquote überhaupt an; die ausgezogene Kurve berücksichtigt die geschlüpften abnormen Raupen und Imagines, indem diese gleichfalls als geschädigt betrachtet werden. Die Kurven verlaufen im Allgemeinen parallel, hingegen zeigt sich bei

16 Stunden im Stadium der Amnionbildung ein erheblicher Unterschied, da hier ganz besonders viele abnorme Raupen auftraten. Es scheint dies ein Stadium besonderer Sensibilität zu sein. Die Kurve in Abb. 22 zeigt also ein auffallendes Minimum bei 16 Stunden, während dasjenige bei 10 Stunden in der ausgezogenen Kurve weniger deutlich zum Ausdruck kommt.

In Abb. 23 ist die ausgezogene Kurve von Abb. 22 in drei Kurven der ventral, lateral und dorsal bestrahlten Eier zerlegt worden. Die Kurven, besonders die der dorsal bestrahlten Eier, sehen allerdings

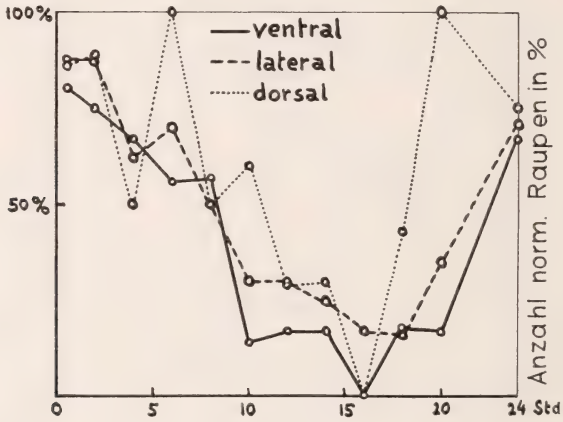
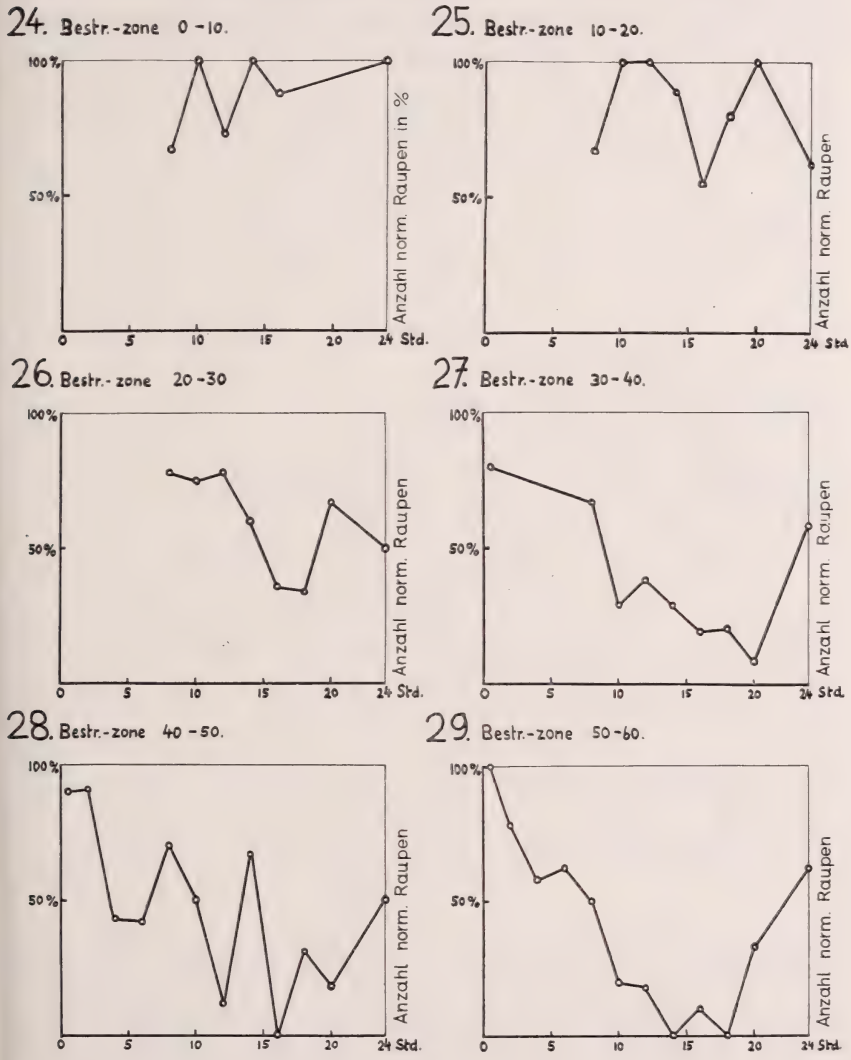


Abb. 23.
Widerstandsfähigkeit der auf verschiedenen Seiten bestrahlten Eier.

unwahrscheinlich zackig aus, was auf die verhältnismässig kleinen Zahlen (für einige Punkte nur 6 Eier), die zu dieser Auswertung zur Verfügung standen, zurückzuführen ist. Die Kurven resultieren aus 95 ventral, 271 lateral und 86 dorsal bestrahlten Eiern. Es zeigt sich immerhin recht deutlich, dass die Ventralseite am empfindlichsten ist. Nur im Alter von 4 Stunden (Keimhautblastem) scheint die Dorsalseite etwas empfindlicher zu sein. Selbstverständlich sind vom Alter von 20 Stunden an fast keine Defekte nach Dorsalbestrahlung zu erwarten, da sich dann die ganze Keimanlage mehr auf die Ventralseite konzentriert hat.

Der Vollständigkeit halber wurden noch detaillierte Kurven für die verschiedenen Bestrahlungszonen entworfen (Abb. 24–33). Wie zu erwarten, ist die Empfindlichkeit in den Endzonen (0–30% und 80–100%) gering, da hier einerseits, wie später noch zu zeigen sein

wird, keine wichtigen Organe angelegt werden, und andererseits ein grosser Teil der Ultraviolettstrahlen wegen der zunehmenden Krümmung der Eioberfläche abreflektiert werden dürfte.



In Abb. 34–42 wurde die Empfindlichkeit der verschiedenen Zonen ein und desselben Entwicklungsstadiums für jedes Stadium in einer Kurve dargestellt. Abb. 34 zeigt die Durchschnittswerte

aller Stadien. Merkwürdigerweise zeigt sich auf der Höhe von 35% ein Empfindlichkeitsmaximum, das sich dann vor allem in den älteren Stadien von 20–24 Stunden wiederfindet. Es steht möglicherweise mit der Lage eines „Differenzierungszentrums" (nach SEIDEL) in Zusammenhang, das dann allerdings im dritten Thoraxsegment liegen müsste. Wie später gezeigt werden soll, liegt das dritte

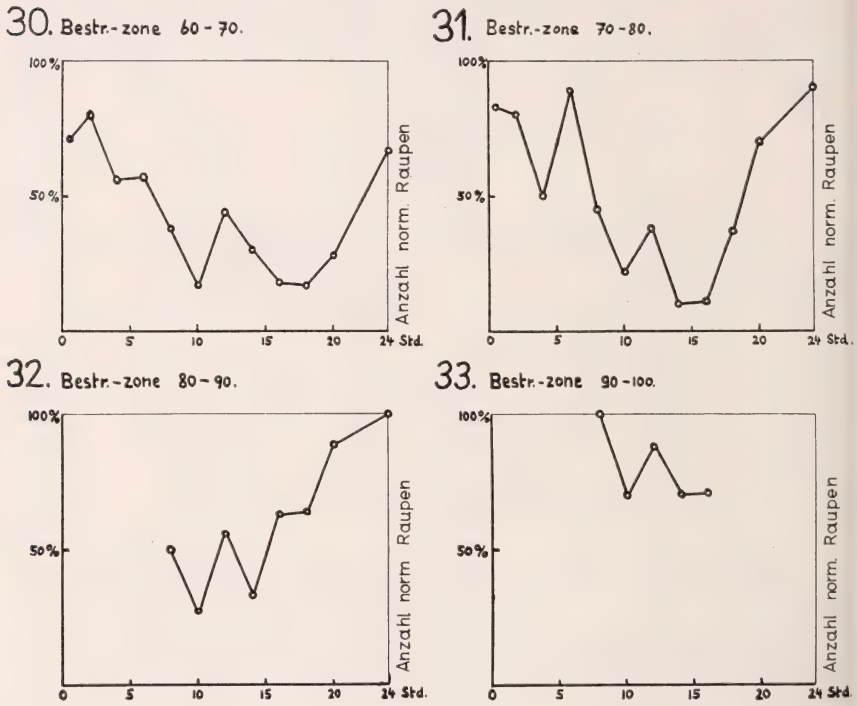


ABB. 24–33.
Widerstandsfähigkeit gegen Ultraviolett für die verschiedenen Bestrahlungszonen.

Thoraxsegment im Alter von 20–24 Stunden ungefähr auf der Höhe von 35%. Mit dieser Annahme würde ziemlich genau übereinstimmen, dass dieses Maximum bei 12 Stunden auf der Höhe von 50%, bei 14 Stunden von 55% und bei 16–18 Stunden wiederum auf der Höhe von 50% liegt (vergl. Abb. 122). Bei Betrachtung der Abb. 35–42 muss sogleich auffallen, dass sich eine Zone besonders hoher Empfindlichkeit mit zunehmendem Alter von vorn nach hinten verschiebt. Im Alter von 8 Stunden liegt diese Zone bei

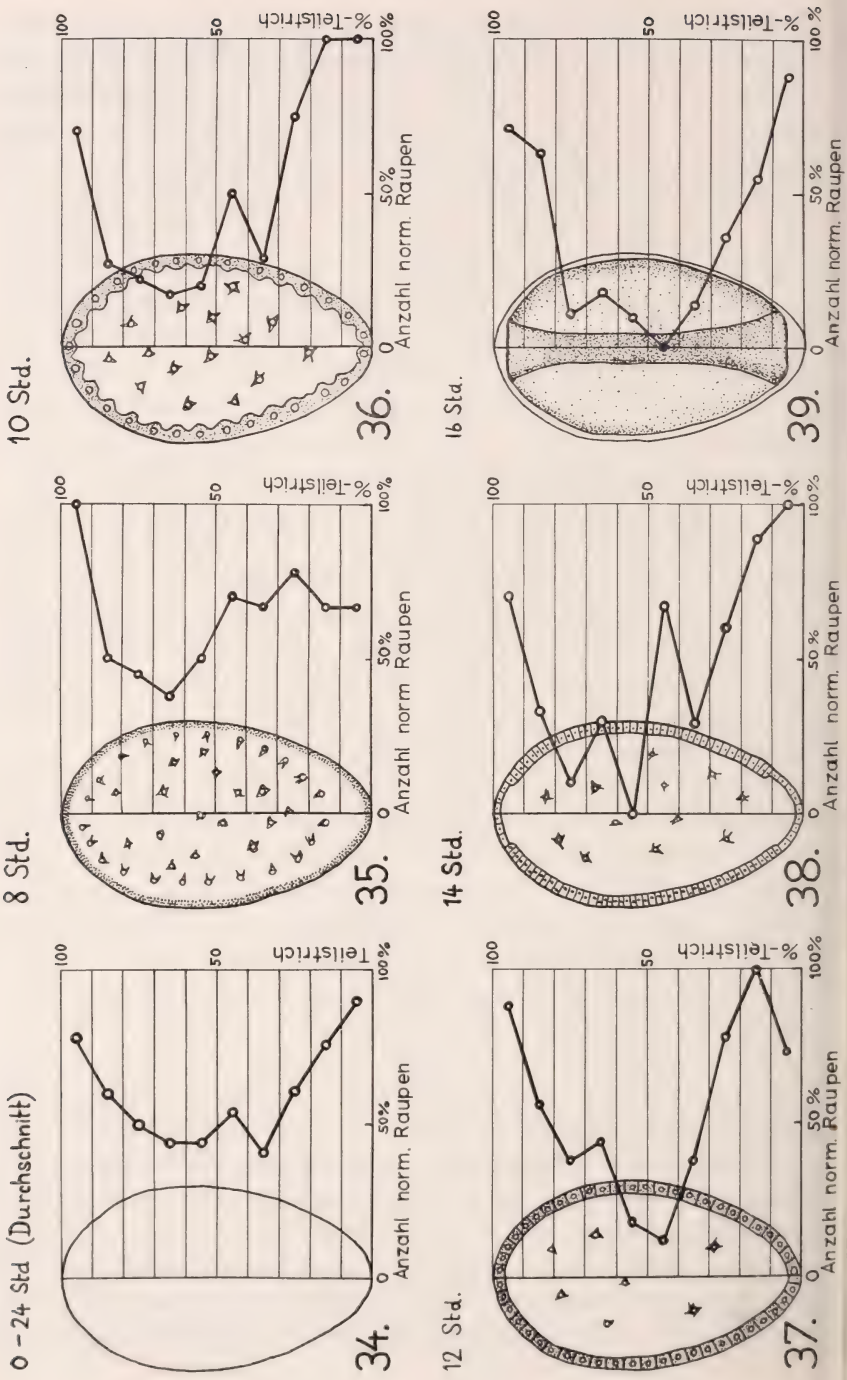
55–85%, im Alter von 10–14 Stunden bei 35–85%, im Alter von 16–18 Stunden bei 35–75% und schliesslich im Alter von 20 Stunden bei 35–65%. Im Alter von 24 Stunden hat die Empfindlichkeit schon ganz allgemein stark abgenommen, doch hat sich auch hier die Zone erhöhter Empfindlichkeit nochmals nach hinten verschoben. Sie erstreckt sich jetzt von ca. 15–50%. Diese Verschiebung einer Zone erhöhter Empfindlichkeit ist wahrscheinlich mit morphogenetischen Vorgängen in Verbindung zu bringen, indem sich in dieser Zeit die Keimanlage entsprechend nach hinten verschiebt. Wie später noch gezeigt werden soll (Abb. 122), entsprechen diese Zonen etwa der Ausdehnung von präsumptivem Kopf- und Thoraxgebiet.

Die Abb. 35–42 veranschaulichen uns gleichzeitig die entsprechenden morphologischen Entwicklungsstadien im Schema (vergl. die Zeittafel der Normalentwicklung in Kap. III). 8 Stunden: Kerne vor dem Einwandern ins Blastem. 10 Stunden: grosszelliges Blastoderm. 12 Stunden: mittleres Blastoderm. 14 Stunden: kleinzelliges Blastoderm, embryonales und extraembryonales Blastoderm lassen sich schon unterscheiden. 16 Stunden: vollendete Keimanlage, Amnionbildung. 18 Stunden: Amnionbildung vollzogen. 20 Stunden: Einsenkung der Keimanlage in den Dotter an den Polen. 24 Stunden: schiffchenförmige Keimanlage. Alle diese Eistadien wurden von der Dorsalseite her dargestellt.

Die absolut tödliche Dosis oder die Letaldosis wurde in den wenigsten Fällen ermittelt. Für Totalbestrahlungen geben in dieser Beziehung die ersten Experimente, bei denen die Letaldosis durchwegs durch die Bestrahlungsdauer erreicht wurde, am besten Aufschluss. Bei 36 Stunden alten Eiern beträgt sie 2½ Minuten, beim Alter 9–10 und 16 Stunden 2 Minuten und beim Alter 48 Stunden schliesslich nur 1½ Minuten. Bei allen andern untersuchten Altern beträgt die Letaldosis 3 Minuten.

Für zonenweise Bestrahlungen liegt die Letaldosis natürlich wesentlich höher. Ermittelt wurde sie nur für das Keimhautblastemstadium von 2 Stunden, wo sie für die empfindlichsten Eizonen von 50–60, 60–70 und 70–80% ca. 30 Minuten beträgt. Für die späteren Stadien, die ja durchwegs empfindlicher sind, dürfte die Letaldosis etwas kürzer sein.

Um nochmals die wichtigsten Ergebnisse zusammenzufassen: wir finden im Laufe der Entwicklung drei Stadien besonderer Empfindlichkeit: beim Einwandern der


0 – 24 Std (Durchschnitt)
8 Std.
10 Std.
12 Std.
14 Std.
16 Std.
Teilstrich
%-Teilstrich
100
50
0
50%
100%
Anzahl norm. Raupen
34.
35.
36.
37.
38.
39.

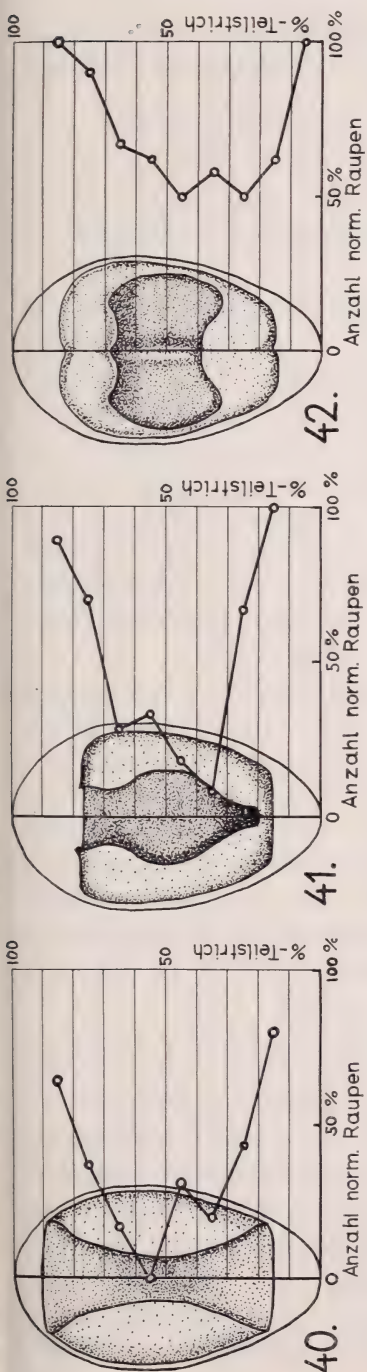


Abb. 34–42. — Widerstandsfähigkeit der verschiedenen Bestrahlungszonen gegen Ultraviolett, für jedes Bestrahlungsstadium in einer Kurve dargestellt. Die Kurve in Abbildung 34 ist als Durchschnittskurve aus allen andern ermittelt worden.

Furchungskerne ins Keimhautblastem, bei der Amnionbildung und im Keimstreifstadium. Diese drei Entwicklungsstadien erscheinen uns somit als Stadien besonders weitgehender physiologischer und morphologischer Umstellungen im Entwicklungsgeschehen.

Die vorstehend geschilderten Resultate über die Empfindlichkeit der *Tineola*-Eier gegenüber Ultraviolettbestrahlung stimmen in grossen Zügen mit den Ergebnissen von Geigy über die Empfindlichkeit der *Drosophila*-Eier überein. Auch Geigy (1931 *b*) hat für *Drosophila* ein Empfindlichkeitsmaximum bei im Alter von 4–5 Stunden nach der Ablage, also im Keimanlagestadium bestrahlten Eiern festgestellt. Die andern Empfindlichkeitsmaxima wurden nicht gefunden, doch könnten sie sehr leicht übersehen worden sein, da Geigy nicht über ein so ausgedehntes Zahlenmaterial verfügte und nicht in so vielen Entwicklungsstadien Bestrahlungen durchführte. Die Bestrahlungsdosis bei den Totalbestrahlungen war bei den Experimenten von Geigy allgemein etwa doppelt so stark. Wahrscheinlich ist das Chorion

von *Drosophila* für Ultraviolett undurchlässiger als dasjenige von *Tineola* (vergl. dazu auch die Durchlässigkeit des Chorions für Fixiermittel im Kapitel II).

V. BESCHREIBUNG DER ERZEUGTEN DEFEKTE

Die aus den bestrahlten Eiern hervorgegangenen Larven und Imagines weisen mannigfaltige Defekte auf, die im Folgenden beschrieben werden sollen. Man kann diese Defekte nach verschiedenen Gesichtspunkten ordnen: nach der Art der Defekte, nach dem Stadium, in dem sie auftreten (larvale und imaginale Defekte) und endlich nach den Embryonalstadien, in denen sie erzielt werden konnten. Ich ziehe letztere Art der Darstellung vor, scheint es doch dadurch möglich zu sein, ein Bild vom jeweiligen Determinationszustand der verschiedenen Embryonalstadien zu entwerfen. Zum allgemeinen Verständnis soll eine kurze Schilderung der überhaupt aufgetretenen Defekte vorausgeschickt werden.

Es lassen sich rein larvale, larvo-imaginale und rein imaginale Defekte unterscheiden. Rein larvale Defekte sind selten und betreffen immer nur die distalen Beinglieder des Raupenbeins, die ja auch in späten Raupenstadien keine Imaginalscheiben enthalten. Solche Defekte werden nur bei ventraler Bestrahlung in Keimstreifstadien erzielt, in denen die Raupenbeinchen schon als Zäpfchen zu erkennen sind (vergl. Abb. 11). Als larvo-imaginale Defekte wurden solche bezeichnet, die zunächst larval, später aber in gleicher Weise auch imaginal auftraten. Es zeigt sich, dass fast alle larvalen Defekte dieser Art sind. Sie können in der Imago manchmal verstärkt oder abgeschwächt auftreten, immer aber betrifft der imaginale Defekt das gleiche Organ, bezw. dieselbe Körperregion. Rein imaginale Defekte sind solche, denen eine durchaus normale Larve in der Entwicklung vorangegangen ist; wenigstens konnte an der Raupe auch bei stärkster Vergrösserung kein Defekt aufgefunden werden, sodass angenommen werden muss, dass in diesen Fällen nur die erste Anlage der Imaginalscheibe in jüngsten Embryonalschichten durch die Ultraviolettstrahlen geschädigt worden ist.

Was die Art der Defekte betrifft, so unterscheide ich grund-

sätzlich zwei Kategorien: Unterdrückungen und Mehrleistungen.

1. *Unterdrückungen.* — Dies sind weitaus die häufigsten Defekte. Sie treten larvo-imaginal und rein imaginal auf. Auch die wenigen rein larvalen Defekte müssen hierzu gerechnet werden. Es kann sich dabei um ganze oder teilweise Unterdrückung oder Verwachsung von Körpersegmenten handeln (Abb. 43, 56, 73–84); dann um einseitiges Fehlen oder Reduktion der Kopfkapsel der Raupe (Abb. 45–50, 53) und schliesslich um ganze oder teilweise Unterdrückung von Mundgliedmassen (Abb. 45–49, 85–86), Beinen oder Flügeln (Abb. 93, 94 und 105).

2. *Mehrleistungen.* — Diese sind relativ selten, treten aber auch larvo-imaginal und rein imaginal auf. Sie sind als Regulationsleistungen zu Deutungen über den Determinationszustand besonders interessant. Es kommen vor: Mehrbildung von Flügeln und Verdopplung von Beinen (Abb. 62, 63 und 104), dann aber auch larvale Verdopplungen des Abdomenendes (Abb. 60 und 61).

Neben Unterdrückungen und Mehrleistungen kommen auch Verkrüppelungen vor. Sie treten nur imaginal auf. Beine oder Flügel sind stark verkrümmt bezw. geschrumpft, doch sind bei Beinen alle Glieder, bei Flügeln die ganze Aderstruktur vorhanden. Es handelt sich hier um eine Erscheinung, die in ebenso hohem Prozentsatz auch in den Kontrollzuchten auftritt, die also gar nicht auf die Bestrahlung, sondern viel eher auf eine mechanische Behinderung der Streckung der Beine, bezw. der Ausbreitung der Flügel beim Schlüpfen des Schmetterlings zurückzuführen ist.

a) Keimhautblastemstadium, 0–7½ Stunden nach der Ablage.

Das Stadium des Keimhautblastems ist charakterisiert durch das Keimhautblastem, die Reifeteilungen, die Befruchtung und die Furchung. Die Furchungskerne liegen im Innern des Dotters.

Es wurden 481 Eier zonenweise bestrahlt. Sie ergaben 329 normale und 7 abnorme, schlüpffähige Raupen, 204 normale und 4 abnorme Imagines. Wir finden also eine ausserordentlich geringe Anzahl abnormer Individuen. Das rührt wohl davon her, dass die erzeugten Defekte, wenn sie überhaupt auftreten, so umfassend

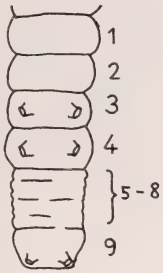
sind, dass sie sich unbedingt letal auswirken, oder dass zum Mindesten die Räupchen, die ja in vielen Fällen geschädigte Mundgliedmassen haben, das Chorion nicht mehr durchbeissen können. So wurden denn in 115 daraufhin untersuchten Eiern 93 abnorme Embryonen, resp. Räupchen gefunden. Die Tatsache, dass fast keine leichten Defekte erzielt werden konnten, dass schwache Bestrahlungsdosen überhaupt keine Defekte, starke Dosen aber ausgedehnte, umfassende Defektbildungen zur Folge hatten, kann wohl am Besten so verstanden werden, dass im Keimhautblastemstadium Teile einzelner Regionen noch in sich die Fähigkeit zur Ganzbildung enthalten, dass aber die Entstehung einer solchen Organregion unterbleibt, wenn ihr ganzer präsumptiver Anlagenkomplex ausgeschaltet wird. Man muss demnach annehmen, dass der Keim im Keimhautblastemstadium in Beziehung auf einzelne Regionen determiniert ist, dass diese Regionen in sich aber noch völlig undeterminiert, also noch weitgehend regulationsfähig sind. Hierin ergibt sich eine völlige Übereinstimmung mit dem Ergebnis von Maschlanka (1938) bei *Ephestia*, wo bei Vorderpolbrennungen entweder die ganze Kieferregion (Mandibel, Maxille und Labium) erhalten blieb, oder aber der ganze Kopf fehlte, woraus geschlossen wurde, dass die Kieferregion im Keimhautblastemstadium die Fähigkeit habe, aus einem Teil ihres Gebietes das Ganze wieder herzustellen, zu regulieren. Erstmals wurde von Schnetter (1934) ein solches Verhalten, eine Regulation innerhalb von Organkreisen, von „Potenzbereichen" aus Teilen ihrer Anlage durch Schnürungen für das frühe Blastoderm des Bieneneies nachgewiesen. Schnetter unterscheidet Potenzbereiche für Vorderkopfregion, Kieferregion, Thoraxregion und Abdominalregion. Betrachten wir nun kurz daraufhin 33, zumeist nicht schlüpffähige, durch Bestrahlung im Alter von

Abb. 43–51.

Im Keimhautblastemdtadium erzeugte larvale Defekte.
Art der Bestrahlung:

Abb. 43.	—	81 *d* 8:	rechts-dorsal	63–72%	Alter	2	Std.	Dauer	4′
„ 44.	—	81 *c* 6:	rechts	64–73%	„	2	„	„	2′
„ 45.	—	103 *b* 1:	ventral-links	71–81%	„	2	„	„	20′
„ 46.	—	103 *b* 2:	links-ventral	69–80%	„	2	„	„	20′
„ 47.	—	104 *c* 4:	rechts-ventral	60–70%	„	2	„	„	30′
„ 48.	—	103 *b* 3:	rechts	69–80%	„	2	„	„	20′
„ 49.	—	103 *b* 6:	dorsal-rechts	71–81%	„	2	„	„	20′
„ 50.	—	104 *d* 4:	dorsal-links	40–50%	„	2	„	„	30′
„ 51.	—	102 *e* 5:	ventral	45–55%	„	4	„	„	12′

43.

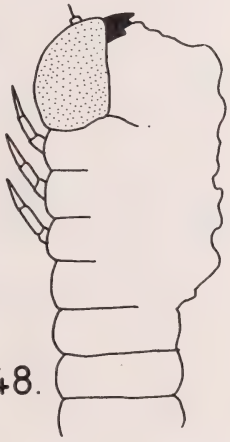


44.

45.

46.

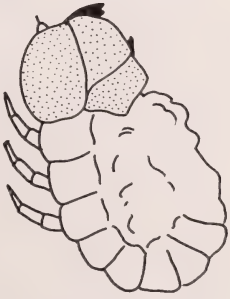
47.



48.

51.

49.



50.

2 Stunden erzielte abnorme Raupen bezw. Embryonen. Es handelt sich fast durchwegs um einseitige Unterdrückungen, woraus geschlossen wurde, dass jeweils ein links- und ein rechtsseitiger Defektbereich existieren muss. Von den oben genannten 33 Defekten sind 7 geringfügiger Art und betreffen nur einzelne Thoraxsegmente (Abb. 43), oder 1–4 Abdominalsegmente (Abb. 44). Die übrigen 26 Defekte betreffen folgende Organbezirke:

1. Vorderkopfregion (Kopfkapsel, Antennen, Labrum) = V.
2. Kieferregion (alle paarigen Mundgliedmassen, Mandibeln, Maxillen und Labium) = K.
3. Thoraxregion (3 Thoraxsegmente) = T.

(3 *a*) event. Region der drei Thoraxbeine.)

4. Abdominalregion = A.

Bei den 26 Defektfällen sind nun einseitig folgende Organbezirke (Regionen) betroffen worden:

1 Fall	=	V.	K.	T.	A.	ganz					
2 Fälle	=	V.	K.	T.		„			A.	teilweise	(Abb. 48)
1 Fall	=	V.	K.	T.		„					(Abb. 49)
1 „	=	V.	K.			„		T.		„	
5 Fälle	=	V.	K.			„					(Abb. 46)
1 Fall	=	V.				„	K.			„	
1 „	=		K.	T.		„	V.			„	(Abb. 47)
2 Fälle	=		K.			„	V.	T.		„	(Abb. 45)
2 „	=		K.			„	V.			„	
1 Fall	=						V.	K.		„	
1 „	=		K.	T.	A.	„					(Abb. 50)
1 „	=		K.	T.		„					
1 „	=		K.			„		T.		„	
1 „	=		K.			„					
1 „	=			T.	A.	„					
1 „	=			T.		„			A.	„	
3 Fälle	=							T.	A.	„	

V. = Vorderkopf, K. = Kiefer, T. = Thorax, A. = Abdomen.

Diese Resultate lassen sich übersichtlicher in einer Tabelle zusammenstellen:

	Vorderkopf-region	Kiefer-region	Thorax-region	Abdominal-region
Ganze Unterdrückung	11	19	9	3
Teilweise Unterdrückung	6	2	7 (+4)	6 (+3)

(In Klammern sind die oben angeführten geringfügigen Defekte angegeben.)

Aus dieser Tabelle geht deutlich hervor, dass die einzelnen Regionen in den meisten Fällen einseitig (je nach bestrahlter Seite) ganz unterdrückt werden. Ganz besonders deutlich ist das für die Kieferregion, während die Abdominalregion vielleicht besser in einzelne, wohl auch etwas übereinandergreifende Bereiche zerlegt werden müsste, doch ist das Zahlenmaterial zu klein, um das durchzuführen. Auch die Thoraxregion ist wohl zweckmässig in zwei Bereiche zu teilen, nämlich in eine Region der Thoraxsegmente und eine Region der Thoraxbeine; denn, wie noch gezeigt werden soll, können die Thoraxbeine auch ausgebildet werden, wenn die Ausbildung der Thoraxsegmente unterbleibt.

Nach Bestrahlung im Stadium des Keimhautblastems traten nur larvale, keine rein imaginalen Defekte auf. Soweit also die betroffenen Raupen während der Entwicklung nicht eingehen, treten die Defekte imaginal in der gleichen Weise auf. Es handelt sich stets um Unterdrückungen, niemals um Mehrleistungen. Allerdings traten bei starken Bestrahlungsdosen scheinbare Doppel- und Dreifachbildungen von Raupenbeinen auf (Abb. 45, 47 und 51). Es zeigt sich aber bei solchen Mehrfachbildungen, dass die Segmentgrenzen des Thorax verwischt sind, und dass die andern Beine der gleichen Seite fehlen, dass also niemals mehr als drei Einzelbeine auf einer Seite in Erscheinung treten. Es handelt sich also vermutlich bei den Doppelbeinen um eine Zusammenlegung von zwei Beinanlagen; denn sonst müsste man doch wohl annehmen, dass wenigstens in einzelnen Fällen die andern Beine der gleichen Seite erhalten geblieben sein müssten. Dies ist, wie wir später sehen werden, nach Bestrahlungen im Blastodermstadium tatsächlich der

Fall. Wie schon gesagt, sind die im Keimhautblastemstadium erzeugten Defekte allgemein Unterdrückungen, im einfachsten Fall die einseitige Unterdrückung von einem Thorax- oder Abdominalsegment. So fehlt beim Beispiel der Raupe in Abb. 43 das dritte Thoraxsegment linksseitig. Auf dieser Abbildung ist gleichzeitig noch ein leichter rechtsseitiger Defekt am dritten Abdominalsegment, ein Geschwulst, eine grosse Warze zu erkennen. Dies ist nichts Seltenes und kommt nach Bestrahlung in allen Stadien vor. Abb. 44 zeigt eine Raupe mit mangelhafter Ausbildung der Abdominalsegmente 5–8. Es wäre denkbar, dass hier eine Segmentbildungszone getroffen wurde, doch ist das deshalb unwahrscheinlich, weil das letzte Abdominalsegment wieder relativ gut und vollständig ausgebildet ist. Sehr häufig sind bei stärkeren Bestrahlungsdosen Unterdrückungen von Mundgliedmassen, wie sie in Abb. 45, 46 und 47 gezeigt werden. In Abb. 45 fehlt die Kieferregion (Mandibel, Maxille und Labium) links. Das Labium fehlt ganz und die rechte Maxille ist nur ganz unvollkommen ausgebildet. Auch fehlt die linke Antenne, und die Kopfkapsel ist linksseitig stark reduziert. In Abb. 46 fehlt die ganze linke Kopfhälfte mit allen Anhängen. In Abb. 47 ist von den Mundgliedmassen nur die linke Mandibel einigermassen normal ausgebildet; die linke Maxille ist gerade noch zu erkennen. Die ganze Kopfkapsel kann einseitig fehlen (Abb. 46, 48 und 49) oder stark reduziert sein (Abb. 45, 47 und 50), ja es kann sogar eine ganze Kopfhälfte fehlen, wobei an Stelle des fehlenden Teiles eine formlose Gewebemasse treten kann (Abb. 46 und 48), oder aber es kann der Körper gegen die fehlenden Teile wie abgeschnitten erscheinen, wobei er an der betreffenden Stelle offen bleibt (Abb. 49). Möglicherweise ist in diesem Falle der dorsale

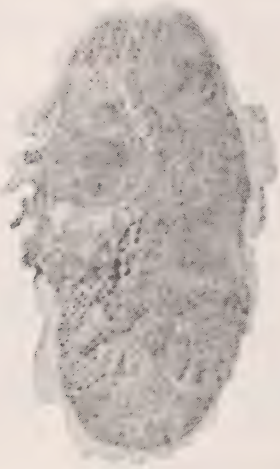


Abb. 52.

104 *d* 10: Unentwickeltes Ei, fixiert nach 3 Tagen. Bestrahlte Seite nicht zu ermitteln. Orientierung 50–60%. Bestrahlungs-Alter 2 Stunden, Bestrahlungsdauer 30′.

Rückenschluss unterblieben. Die Abb. 45 und 47–51 zeigen ausser den Kopfdefekten noch ganz wesentliche Thorax- und Abdominaldefekte. So ist in Abb. 45, 47, 48 und 49 der Thorax stark reduziert. In Abb. 50 sind Thorax und Abdomen überhaupt rechtsseitig, äusserlich vollkommen undifferenziert. In Abb. 51 trägt das Abdomen einen merkwürdigen ventralen Anhang, von dem man zunächst annehmen könnte, es handle sich um ein zweites Abdomenende, also um eine Duplicitas posterior; die mikroskopische Untersuchung hat dann ergeben, dass die Mitteldarmanlage blasenartig stark erweitert ist und vorne ventral einen kleinen Blindsack aufweist. Im Übrigen enthält der Anhang vorne hauptsächlich Fettgewebe, während er hinten fast vollständig vom Mitteldarm ausgefüllt wird.

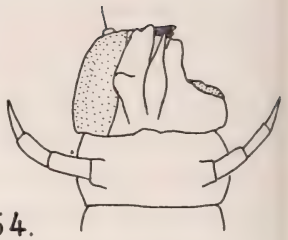
Neben den Eiern, die sich zu normalen und defekten Embryonen entwickelten, fanden sich nach Bestrahlung mit der Letaldosis von 30 Minuten im Alter von zwei Stunden auch unentwickelte Eier. Abb. 52 zeigt einen Schnitt durch ein solches Ei, das drei Tage nach der Eiablage fixiert wurde. Es zeigt grosse Dotterkörner und dazwischen undifferenzierte Plasmamassen, doch ist von Kernen nichts zu finden. Diese unentwickelten Eier treten auf, wenn die Bestrahlungszone bei %-Teilstrich 50–60, 60–70 und 70–80 liegt. Wahrscheinlich wurde bei diesen Eiern das Richtungsplasma mit dem darin liegenden Eikern getroffen; denn dass die ersten Furchungskerne im Innern des Dotters getroffen worden sind, ist wohl kaum anzunehmen, da auch bei *Tineola* der Dotter für Ultraviolett wahrscheinlich ziemlich undurchlässig ist. Auch haben wir ja in Kapitel III gesehen, dass das Richtungsplasma in den betreffenden Zonen liegen kann.

b) Blastodermstadium, 8–15 Stunden nach der Ablage.

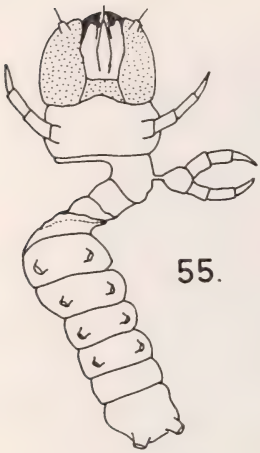
Dieses Stadium ist charakterisiert durch das einheitlich ausgebildete Blastoderm, nach dem Einwandern der Kerne ins Keimhautblastem und vor der Sonderung von embryonalem und extraembryonalem Blastoderm.

Es wurden insgesamt in verschiedener Weise 2445 Eier bestrahlt. Sie ergaben 926 normale und 75 abnorme schlüpffähige Raupen, 513 normale und 31 abnorme Imagines, wobei die letztere Zahl nur die rein imaginalen Defekte umfasst. Die Zahl der abnormen Individuen ist also auch hier nicht hoch, aber doch wesentlich höher

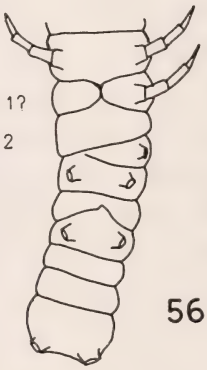
53.



54.



55.



56.

59.

57.

58.

60.

als im Keimhautblastemstadium. Sehr viel höher ist hingegen die Zahl der Eier, deren Räupchen den schlüpffähigen Zustand nicht erreichen konnten und die sich in weitaus den meisten untersuchten Fällen als stark geschädigt erwiesen. Neben einigen wenigen, bei Anwendung starker Bestrahlungsdosen entstandenen umfassenden Defekten, die also ganze Körperregionen betrafen, sind die Defekte im Allgemeinen nur auf wenige, in vielen Fällen nur auf ein Körpersegment beschränkt. Dies lässt vermuten, dass hier die Determination schon weiter fortgeschritten ist, und dass die im Keimhautblastemstadium festgestellten Potenzbereiche in sich nicht mehr die Fähigkeit zur Ganzbildung besitzen. Eine beschränkte larvale Regulationsfähigkeit ist jedoch noch vorhanden; denn es treten hier echte Doppelbildungen an Beinen auf (Abb. 62 und 63), d. h. solche, die nicht durch Zusammenlegung mehrerer Beinanlagen entstanden sind, was mit Sicherheit daraus zu schliessen ist, dass alle andern Beine, zumindest der gleichen Seite, vorhanden sind. Auch die letzten Abdominalsegmente sind noch nicht voll determiniert, da das ganze Abdomenende doppelt ausgebildet sein kann (in Abb. 60 ist das letzte, 9. Segment verdoppelt; das Tier hatte vier Afterfüsse und zwei After, die beide funktionsfähig waren. Leider ist das Räupchen bald eingegangen. Abb. 61 zeigt eine Raupe, bei der die letzten drei Abdominalsegmente doppelt ausgebildet sind. Sie konnte die Eihülle nicht verlassen. Die larvalen Defekte erwiesen sich, soweit sie weiter verfolgt werden konnten, mit Ausnahme eines Falles (Abb. 92), der weiter unten noch besprochen werden soll, als larvo-imaginal. Sie ergaben also die entsprechenden imaginalen Defekte. Im Gegensatz zum Keimhautblastemstadium ergaben Bestrahlungen im Blastodermstadium auch rein imaginale

---

Abb. 53–60.

Im Blastodermstadium bei einer Bestrahlungsdosis von 8′ erzeugte larvale Defekte. Nur die in Abbildungen 56 und 60 dargestellten Raupen waren schlüpffähig.

		Art der Bestrahlung:			
Abb. 53.	— 88 *c* 10:	ventral-rechts	80–90%	Alter 10	Std.
„ 54.	— 88 *e* 9:	ventral	71–81%	„ 10	„
„ 55.	— 88 *f* 4:	ventral-rechts	55–64%	„ 10	„
„ 56.	— 88 *f* 5:	links-dorsal	46–58%	„ 10	„
„ 57.	— 88 *f* 7:	ventral	50–60%	„ 10	„
„ 58.	— 88 *f* 9:	ventral	49–59%	„ 10	„
„ 59.	— 88 *g* 6:	ventral	57–67%	„ 10	„
„ 60.	— 89 *g* 7:	links-ventral	42–51%	„ 12	„

Defekte. Damit ist bewiesen, dass schon in diesem Stadium imaginale Anlagen vorhanden sind, die durch die Ultraviolettstrahlen selektiv, d. h. ohne Schädigung der Larvenorganisation, getroffen und ausgeschaltet bezw. geschädigt werden können (vergl. GEIGY und LÜSCHER 1942).

Bei den erzielten Defekten handelt es sich zumeist um Unterdrückungen. Am Häufigsten sind einseitige Unterdrückungen von

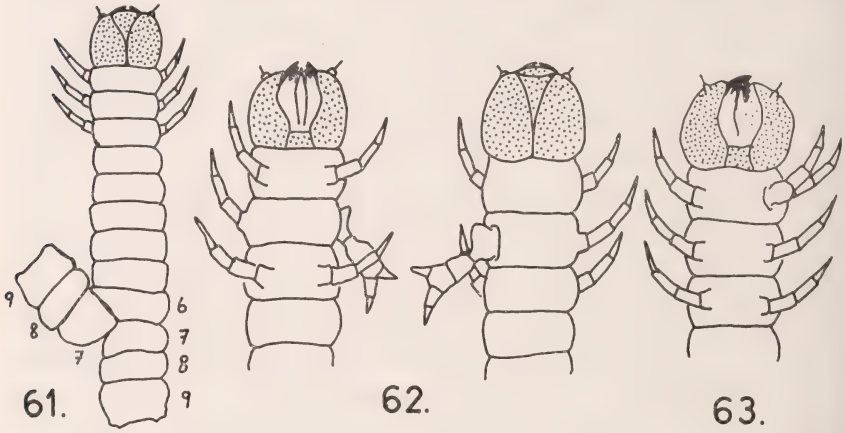


ABB. 61–63.

Im Blastodermstadium erzeugte larvale Doppelbildungen.
Nur die in Abbildung 62 dargestellte Raupe war schlüpffähig.

Abb. 61. — 89 *g* 9: ventral-links, 40–50%, Bestrahlungsdauer 8′, Bestrahlungsalter 12 Std. Die letzten drei Abdominalsegmente sind doppelt ausgebildet.

Abb. 62. — 63 *f* 1: ventral, 40–50%, Bestrahlungsdauer 4′, Bestrahlungsalter 12 Std. Das zweite linke Bein weist eine Doppelbildung der Endglieder auf. Ausserdem ist es stark nach der Dorsalseite verschoben.

Abb. 63. — 90 *d* 3: links, 68–79%, Bestrahlungsdauer 8′, Bestrahlungsalter 14 Std. Die drei distalen Glieder des ersten linken Beins sind verdoppelt. Ausserdem fehlen links Mandibel und Maxille.

Thorax- oder Abdominalsegmenten, die larval (Abb. 67–70) und auch rein imaginal (Abb. 74) auftreten. Die Abdominalsegmente können auch schraubenartig miteinander verbunden sein (Abb. 64, 66 und 81). Der Larve kann fehlen: eine Antenne, eine Mandibel, eine Maxille, eine Hälfte des Labiums, sehr oft Maxille und Labium einer Seite und einzelne Thorax- oder Abdominalbeine, wobei die Haut an der entsprechenden Stelle eine leichte Schrumpfung (Narbe) aufweisen oder aber vollkommen glatt sein kann. Die Kopfkapsel kann reduziert, kleiner ausgebildet oder auf einzelne chitinisierte

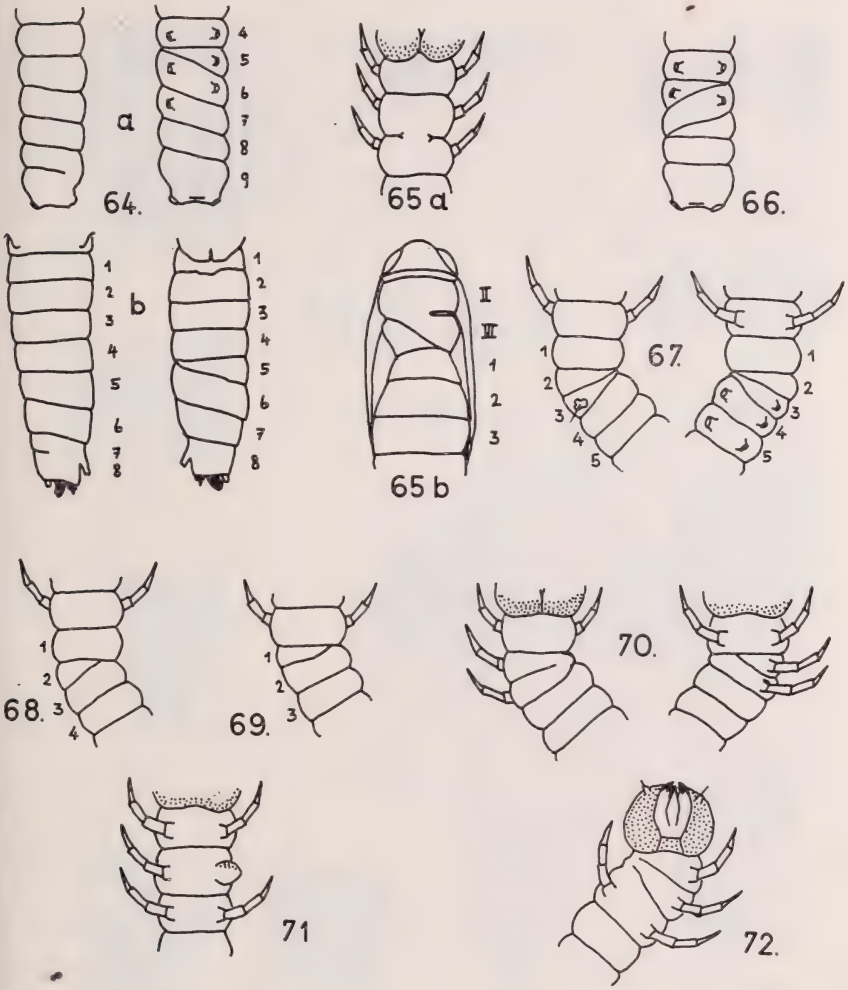


Abb. 64–72.

Im Blastodermstadium erzeugte, leichtere larvale Thorax- und Abdomendefekte.

Art der Bestrahlung:

Abb. 64. — 59 *h* 9: links, 30–40%, Bestrahlungsdauer 2′, Bestrahlungsalter 10 Std. *a* = Raupe, *b* = Imago, je Abdomen von dorsal und ventral.

Abb. 65. — 72 *e* 9: ventral-rechts, 54–63%, Dauer 90″, Alter 14 Std. *a* = Raupe, *b* = Puppe.

Abb. 66.	— 61 *e* 1:	rechts	50–60%	Dauer	2′	Alter	8 Std.
„ 67.	— 62 *h* 1:	rechts	30–40%	„	2′	„	14 „
„ 68.	— 70 *c* 5:	ventral-rechts	36–45%	„	1′	„	14 „
„ 69.	— 73 *c* 1:	ventral-rechts	51–61%	„	90″	„	10 „
„ 70.	— 73 *c* 2:	dorsal-rechts	50–60%	„	90″	„	10 „
„ 71.	— 71 *f* 8:	dorsal-links	43–52%	„	90″	„	12 „
„ 72.	— 71 *c* 7:	dorsal-rechts	51–61%	„	90″	„	12 „

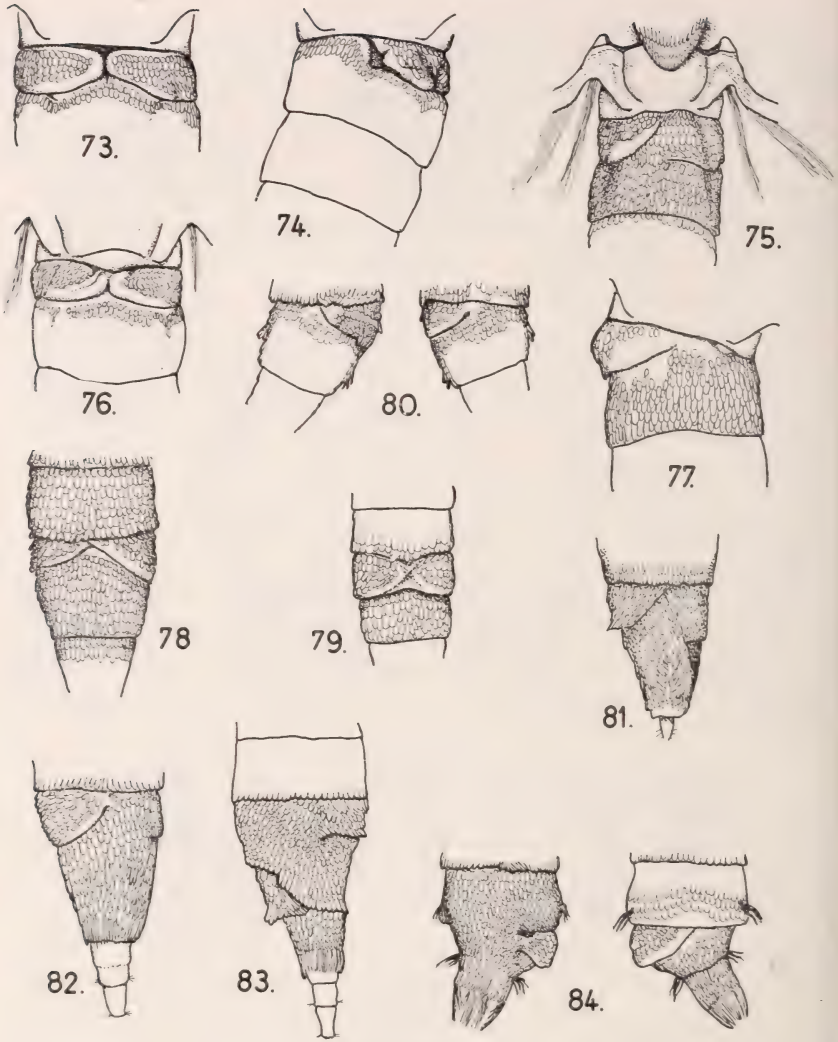


Abb. 73–84.

Imaginale Abdominaldefekte, wie sie am häufigsten nach Bestrahlung in verschiedenen Entwicklungsstadien auftreten.

Abb. 73.	— 31 *f* 2:	Total	Alter	18	Std.	Dauer	1′	Dorsalansicht
„ 74.	— 33 *c* 5:	„	„	12	„	„	30″	„
„ 75.	— 29 *d* 5:	„	„	19	„	„	30″	„
„ 76.	— 35 *d* 7:	„	„	20	„	„	30″	„
„ 77.	— 30 *e* 1:	„	„	22	„	„	45″	„
„ 78.	— 25 *e* 4:	„	„	36	„	„	2′	„
„ 79.	— 25 *d* 4:	„	„	36	„	„	1′	„
„ 80.	— 32 *g* 3:	„	„	26	„	„	2′	ventral u. dorsal
„ 81.	— 61 *e* 1:	rechts 50–60%	„	8	„	„	2′	von ventral
„ 82.	— 30 *f* 7:	Total	„	22	„	„	1′	von dorsal
„ 83.	— 25 *c* 3:	„	„	36	„	„	1′	„ „
„ 84.	— 24 *e* 6:	„	„	24	„	„	90″	von dorsal und ventral

Teile beschränkt sein. Nur sehr selten finden sich ausgedehnte Kopfdefekte wie in Abb. 53 und 54. Der Raupe in Abb. 53 fehlt der ganze Kopf, und an seiner Stelle finden sich nur zwei stark chitinisierte Höcker. Auch das erste Thoraxsegment fehlt noch, und das erste linke Bein scheint am Mesothorax inseriert zu sein. Möglicherweise ist aber auch das zweite linke Bein gespalten. Die Beine der rechten Seite fehlen gänzlich. Der Raupe in Abb. 54 fehlen die Mundgliedmassen und die Kopfkapsel (mit Ausnahme eines kleinen Stückchens) der linken Seite. Auch Abb. 63 zeigt eine Raupe, der die Mundgliedmassen der linken Seite fehlen. Rein imaginal können Mundgliedmassen reduziert sein wie in Abb. 85 und 86, in denen je ein Lippentaster reduziert ist. In Abb. 87 ist auch die Kopfkapsel dorsal etwas eingedrückt, was allerdings wahrscheinlich durch eine Störung im Momente des Schlüpfens entstanden ist. Abb. 88 zeigt ein Bein, bei dem die Tibia stark verkürzt ist und am distalen Ende einen Sporn zu wenig aufweist. Hier soll aber gleich darauf verwiesen werden, dass ähnliche Beinabnormitäten unter Umständen auch in Kontrollzuchten auftreten. Abb. 89 zeigt ein solches abnormes Bein eines Kontrolltiers.

Abb. 85.
43 *c* 32: dorsal, 65–100%, Bestrahlungsalter 11½ Std., Bestrahlungsdauer 30″. Der rechte Lippentaster der Imago ist etwas dorsalwärts verschoben und auf zwei kleine Glieder beschränkt.

Interessanter als die Unterdrückungen und für die Ermittlung des Determinationszustandes im Bestrahlungsmoment aufschlussreicher sind die Mehrleistungen, die larval und rein imaginal aufgetreten sind. Die larvalen Mehrleistungen, Verdopplungen von Beinen und Abdomenendsegmenten wurden oben schon besprochen. Die Doppel- und Dreifachbeine der Abb. 55 und 57 sind wohl eher als Zusammenlegung von zwei oder drei Beinanlagen zu deuten. Eine interessante larvale Mehrleistung, die sich dann auch imaginal

auswirkte, stellt Abb. 90 (72 *e* 10) dar. Hier ist rechtsseitig, etwas mehr auf der Ventralseite zwischen Pro- und Mesothorax, ein überzähliges Segment ausgebildet, das bei der Larve noch kein Bein trägt. Beim frisch geschlüpften Räupchen war seine Haut ganz glatt, während sich kurz vor der Verpuppung eine kleine, mit Borsten besetzte Warze zeigte. Die Imago aber besass an dem überzähligen Segment ein vollständiges, mit Muskulatur versehenes Bein, das mit seinem einzigen Tibiasporn den Charakter eines zweiten Beins, mit seiner frei beweglichen Coxa aber eher den eines ersten Beins hatte. Ausserdem war an dem Segment noch ein, zwar ziemlich reduzierter, Flügel ausgebildet mit der für den Mesothorax typischen Tegula an seiner Basis. Dieses überzählige Segment scheint also durch eine Abspaltung von Mesothoraxmaterial entstanden zu sein, wobei anzunehmen ist, dass im Zeitpunkt der Bestrahlung (14 Stunden nach der Eiablage) die larvale Beinanlage schon determiniert, die imaginalen Bein- und Flügelanlagen aber noch zu weitgehenden Regulationsleistungen befähigt sind. Dass die imaginalen Anlagen schon vorhanden sein müssen, ist oben schon dargelegt worden. Einen weiteren interessanten Fall einer imaginalen Mehrleistung stellt Abb. 91 (48 *e* 6) dar.

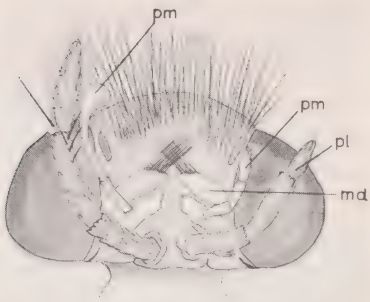


Abb. 86.

57 *b* 5: links, 70–80%, Bestrahlungsalter 12 Std., Bestrahlungsdauer 2′. Der linke Lippentaster ist zu klein ausgebildet, während der rechte Maxillar-palpus, dessen Endglied blasenförmig erweitert ist, viel zu lang ist. *md* = Mandibel, *pl* = Palpus labialis, *pm* = Palpus maxillaris.

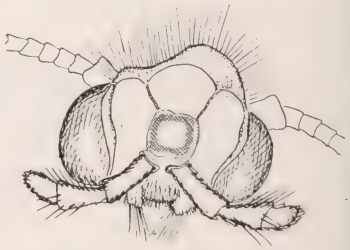


Abb. 87.

Imaginaler Kopfdefekt. Abgeschnittener Kopf von 22 *c* 2 von hinten. Kopfkapsel dorsal etwas eingedrückt. Bestrahlungsalter 10 Std., Bestrahlungsdauer 1′, Totalbestrahlung.

Hier trägt der Prothorax einen kleinen beschuppten Flügel, der allerdings gar kein Geäder erkennen lässt. Man kann hieraus den Schluss ziehen, dass auch der Prothorax in sich eine Potenz zur Flügelbildung besitzt, die normalerweise durch einen unbekannten Faktor, welcher eben durch die Bestrahlung ausgeschaltet werden kann, gehemmt wird. Ein Vergleich mit den Palaeodictyopteren drängt sich hier auf und man könnte die Möglichkeit in Betracht ziehen, dass der Prothorax aller Insekten noch eine Potenz zur Flügelbildung besitze. Wir können aber auch annehmen, dass es sich hier wiederum um eine Abspaltung von der Vorderflügelanlage handelt, die sich in den Prothorax verschoben hat. Eine weitere imaginale Mehrleistung ist in Abb. 86 dargestellt, eine Hypertrophie des rechten Maxillarpalpus mit einer blasenförmigen Erweiterung des Endglieds.

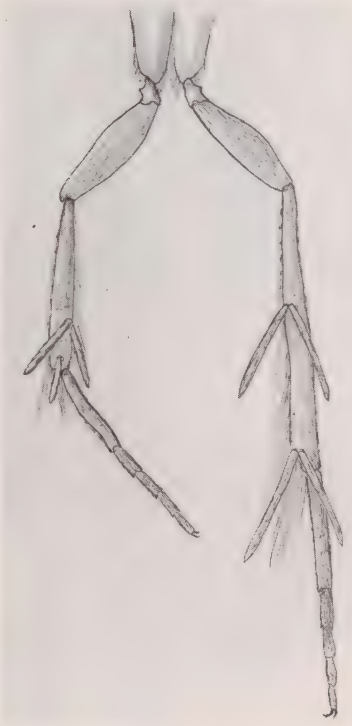


Abb. 88.
46 *g* 11: Tibia des dritten rechten Beines ist verkürzt und trägt am distalen Ende nur einen Sporn. Bestrahlungsalter 9 Std., Bestrahlungsdauer 30″. Hinterpolbestrahlung.

Einer der larvalen Defekte, die weiter verfolgt werden konnten, erwies sich als rein larval, nämlich die Raupe 61 *f* 2 (Abb. 92). Der Raupe fehlte das dritte rechte Bein narbenlos, während es bei der Imago, wenn auch abnorm, so doch vollständig vorhanden war. Äusserlich (vergl. Abb. 92) sind nur Coxa, Trochanter und Femur sichtbar. Tibia und Tarsus befinden sich invers, wie ein umgestülpter Handschuhfinger, im Innern hauptsächlich der Coxa. Deutlich ist die Tiba zu erkennen, mit den vier hier blasenförmig erscheinenden Spornen. Wahrscheinlich sind sie so blasenförmig

aufgetrieben durch das Gewirr der Schuppen im Innern. Der Tarsus ist weniger deutlich gegliedert, doch erkennt man ohne Mühe fünf

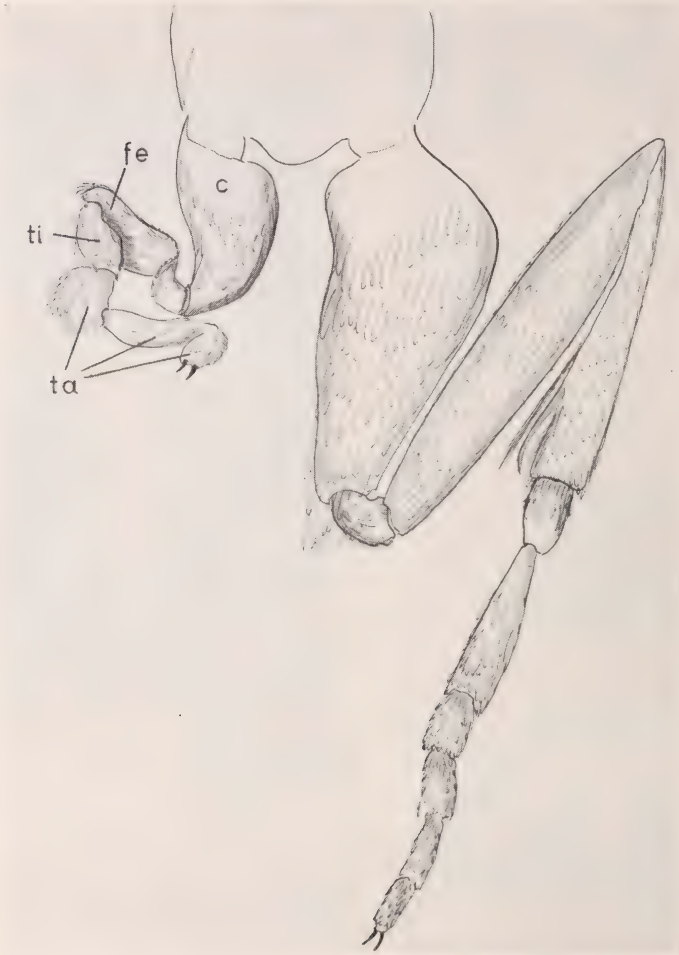


Abb. 89.

Rein imaginaler Defekt eines unbehandelten Kontrolltiers. Das erste rechte Bein ist sehr abnorm ausgebildet. Etwa 1% der Kontrolltiere weisen solche und ähnliche, meist leichtere Defekte auf. *c* = Coxa, *fe* = Femur, *ti* = Tibia, *ta* = Tarsus.

Abschnitte, von denen einer im Innern zwei Klauen trägt. Das ganze Gebilde ist im Innern mit einem wirren Durcheinander von Schuppen angefüllt, das ihm ein aufgetriebenes Aussehen verleiht.

Wir können also in diesem Falle annehmen, dass nach Ausschaltung des larvalen Beins die imaginale Beinanlage sich aus dem umliegenden Bereich der Hypodermis herausdifferenziert habe, und dass sie, da nach aussen kein Platz war, nach innen, also invers ausge-

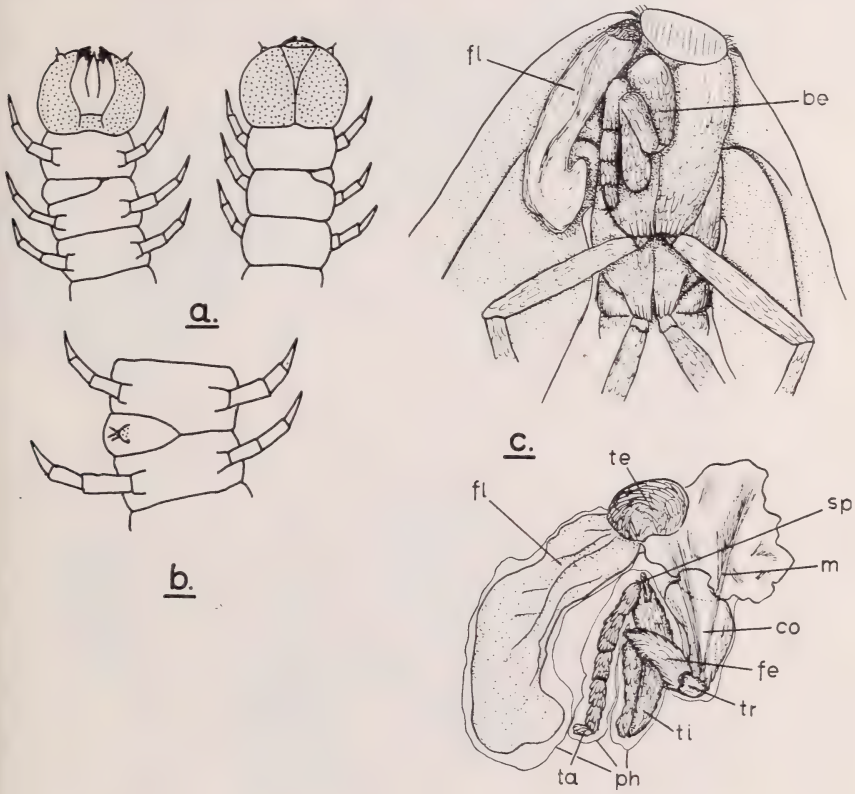


Abb. 90.

72 *e* 10: Ventral-rechts ist ein überzähliges Segment ausgebildet. *a*) junge Raupe, *b*) ältere Raupe, *c*) Imago, das erste Segment ist entfernt worden, *fl* = zusätzlicher Flügel, *be* = zusätzliches Bein; *d*) das überzählige Segment allein, *ph* = Puppenhülle, *te* = Tegula, *m* = Muskulatur, *co* = Coxa, *tr* = Trochanter, *fe* = Femur, *ti* = Tibia, *sp* = Tibiasporn, *ta* = Tarsus. Bestrahlung rechts-dorsal, 52–62%, Bestrahlungsalter 14 Std., Bestrahlungsdauer 1½ Min.

wachsen sei. Bei dieser Deutung ist jedoch Vorsicht geboten; denn es lässt sich ja nicht feststellen, ob nicht schon ein entsprechendes, inverses, also nach innen ausgewachsenes, larvales Bein vorhanden war, natürlich auch als Wirkung der Ultraviolettstrahlen. Es lässt

sich folglich nicht einmal mit Sicherheit sagen, ob es sich in diesem Falle wirklich um einen rein larvalen Defekt handelt.

Auch Abb. 93 zeigt einen Defekt, der teilweise rein larval ist:

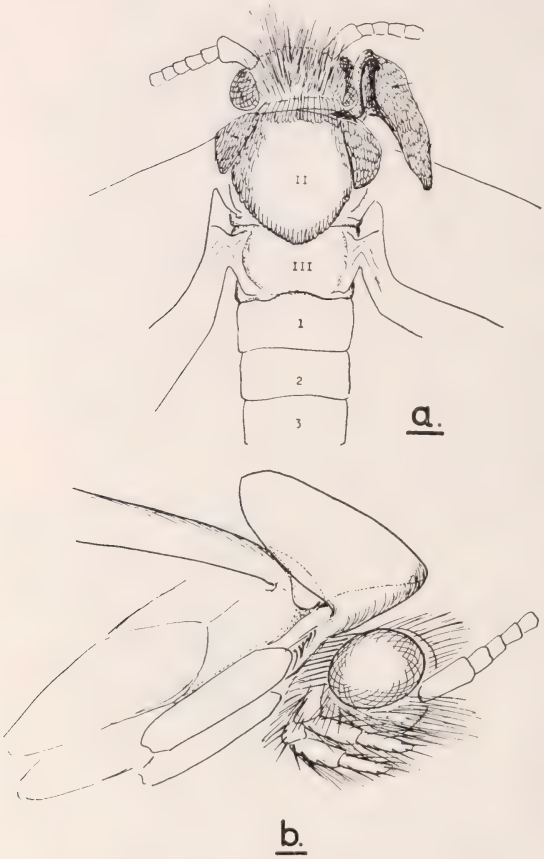


Abb. 91.

48 *e* 6: Mehrbildung eines kleinen, beschuppten Flügels rechts am Prothorax. *a*) Ansicht von dorsal; *b*) Ansicht von der Seite, Beine sind entfernt worden. Bestrahlung Vorderpol, Bestrahlungsalter 10 Std., Bestrahlungsdauer 30″.

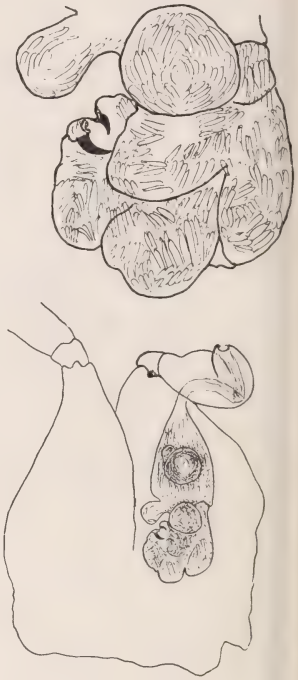


Abb. 92.

61 *f* 2: Tibia und Tarsus des dritten rechten Beines sind invers ausgebildet. Sie liegen im Innern von Femur und Coxa. Der Raupe fehlte das entsprechende Bein vollkommen und narbenlos.

das zweite linke Bein nämlich fehlt der Larve, ist aber bei der Imago vollständig vorhanden. Der linke Vorderflügel der Imago ist nur als kurzer Stummel ausgebildet. Der Metathorax fehlt linksseitig bei Larve und Imago.

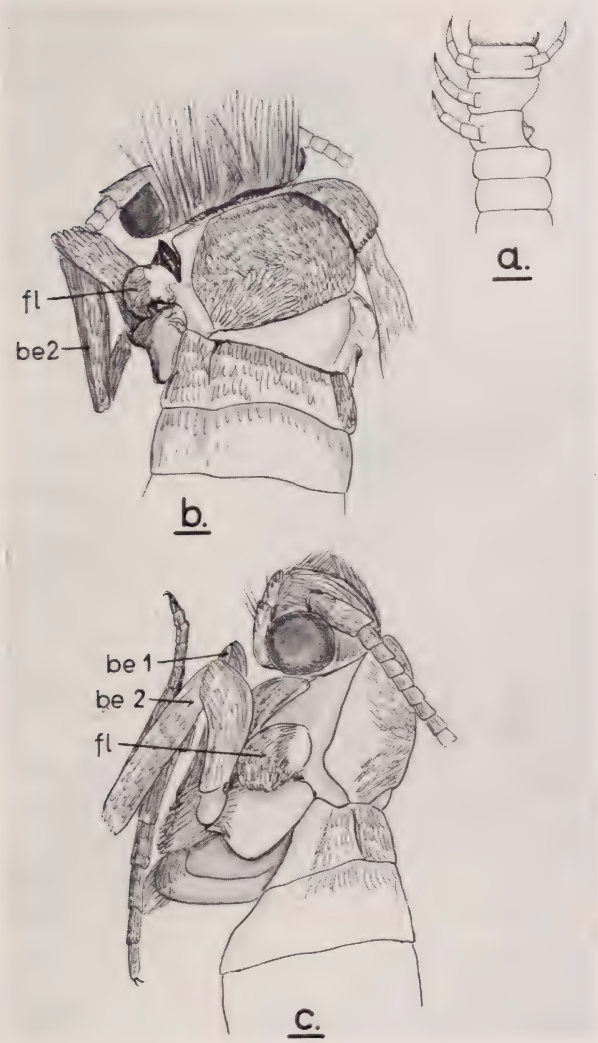


Abb. 93.

Defekt, der larval mehr in Erscheinung tritt als imaginal. Das zweite linke Bein, das der Raupe fehlt, ist bei der Imago vollständig vorhanden. Im Übrigen entspricht die Imago der Larve. Bestrahlung links, 45–55%, Bestrahlungsalter 14 Std., Bestrahlungsdauer 2 Min. *a*) Raupe von ventral; *b*) Imago von dorsal; *c*) Imago von links. *fl* = Flügel, *be* 1 = erstes Bein, *be* 2 = zweites Bein.

In der Abb. 94 tritt der Imaginaldefekt stärker in Erscheinung als der larvale. Der Raupe fehlt das erste linke Bein narbenlos, bei der Imago hingegen ist das ganze erste Thoraxsegment linksseitig unterdrückt.

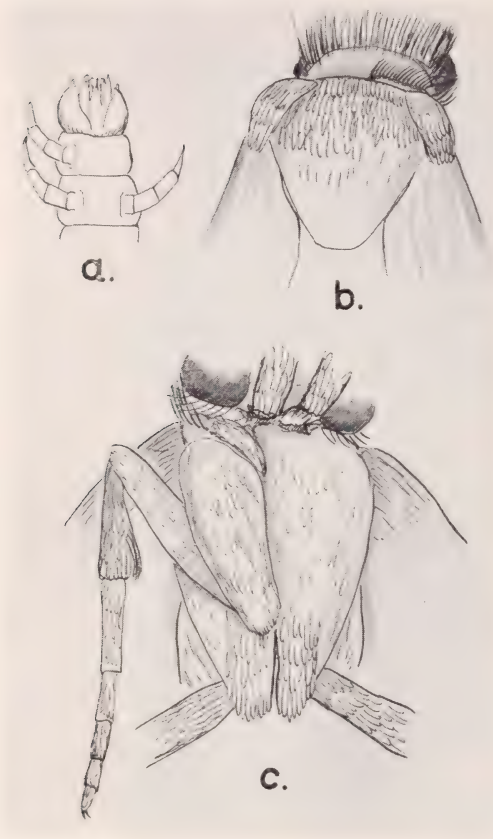


Abb. 94.

Defekt, der imaginal mehr in Erscheinung tritt als larval. Der Raupe fehlt das ganze linke Bein narbenlos, während bei der Imago die ganze linke Hälfte des Prothorax unterdrückt ist. Bestrahlung links, 55–65%, Bestrahlungsalter 14 Std., Bestrahlungsdauer 2 Min. *a*) Raupe von ventral; *b*) Imago von dorsal; *c*) Imago von ventral.

Bei verhältnismässig starken Bestrahlungsdosen (8 Minuten) im Blastodermstadium erhält man auch Defekte wie Abb. 58 und 59, die weder Unterdrückungen noch Mehrleistungen sind, sondern bei denen ganze Körperpartien äusserlich undifferenziert erscheinen.

c) Stadium der Amnionbildung, 15½–19 Stunden nach der Ablage.

Das Stadium der Amnionbildung ist charakterisiert durch die Sonderung von embryonalem und extraembryonalem Blastoderm, die Bildung von Amnion und Serosa und den Beginn der Einsenkung der Keimanlage an den Polen.

Die 740 Eier, welche in verschiedener Weise bestrahlt wurden, ergaben 271 normale und 37 abnorme schlüpffähige Raupen. Aus den Raupen gingen 161 Imagines hervor, von denen 15 rein imaginale Defekte aufwiesen. Wir finden also einen

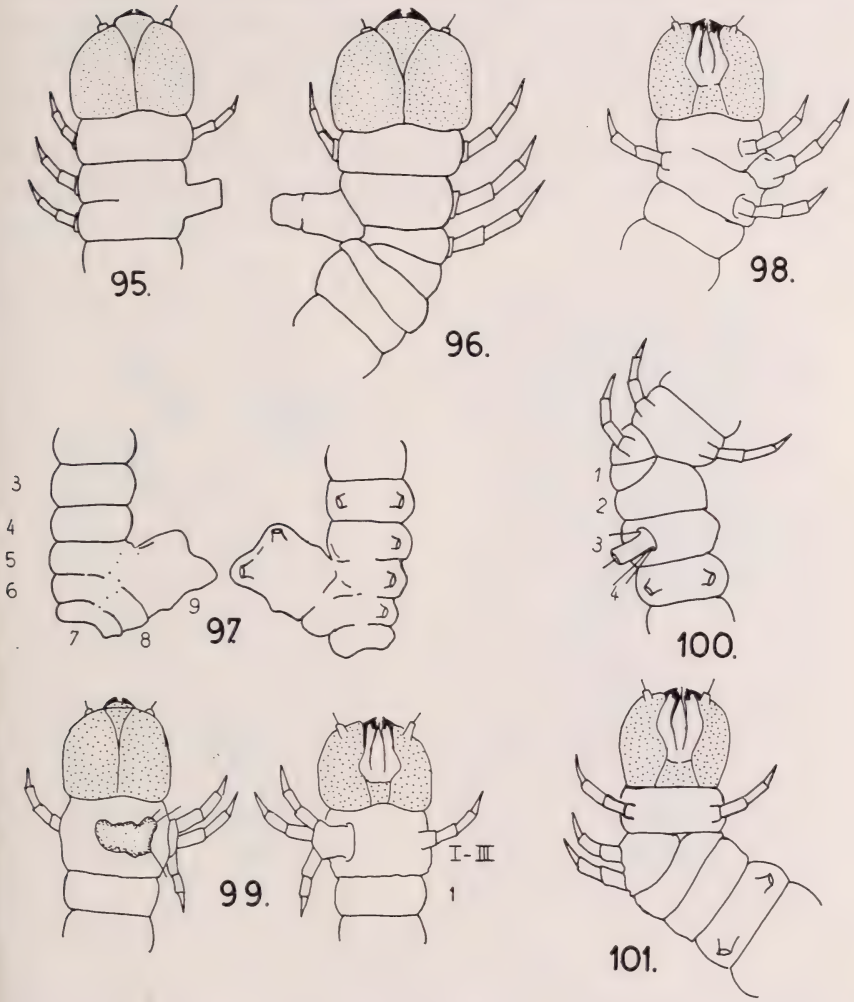


Abb. 95–101.

Einige im Stadium der Amnionbildung mit einer Bestrahlungsdosis von 8 Min. erzeugte larvale Defekte. Alle diese Raupen waren schlüpffähig, sind aber noch vor der ersten Häutung eingegangen.

Abb.	95. — 91 *f* 2:	rechts	50–60%	Alter	16	Std.
„	96. — 91 *g* 7:	rechts	50–60%	„	16	„
„	97. — 92 *c* 6:	rechts-ventral	20–31%	„	18	„
„	98. — 92 *f* 7:	ventral	38–49%	„	18	„
„	99. — 92 *f* 9:	ventral-links	42–51%	„	18	„
„	100. — 92 *g* 2:	links	38–47%	„	18	„
„	101. — 92 *f* 6:	ventral-rechts	42–51%	„	18	„

noch höheren Prozentsatz abnormer Individuen (fast ausschliesslich Unterdrückungen) als im Blastodermstadium, was auf ein Absinken der Regulationsfähigkeit hindeutet. Diese Annahme wird dadurch bestätigt, dass keine echten larvalen Doppelbildungen mehr auftreten.

Die Defekte sind, mit Ausnahme einer imaginalen Spaltung der Augenanlage, restlos Unterdrückungen. Die Doppel- und Dreifachbildungen der Raupenbeine in Abb. 99 und 102 sind nicht echt; denn sie sind jedenfalls durch Zusammenlegung der Anlagen mehrerer Segmente entstanden. Bei zonenweiser Bestrahlung betreffen die Defekte im Allgemeinen nur einzelne Segmente oder Mundgliedmassen; nur in seltenen Fällen bei starken Bestrahlungsdosen können auch umfangreichere Defekte entstehen. So fehlt in einem extremen Fall eine ganze Kopfhälfte. Die meisten Kopfdefekte betreffen aber nur eine Mandibel, eine Maxille, die Hälfte des Labiums, eine Antenne oder einen Teil der Kopfkapsel. Manchmal werden auch zwei oder drei Mundgliedmassen der gleichen Seite geschädigt. Die häufigsten Defekte sind einseitige Unterdrückungen von 1—2 Thorax- oder Abdominalsegmenten. Der Defekt kann sich aber unter Umständen nur auf einzelne Beine beschränken, wobei dann manchmal an ihrer Stelle

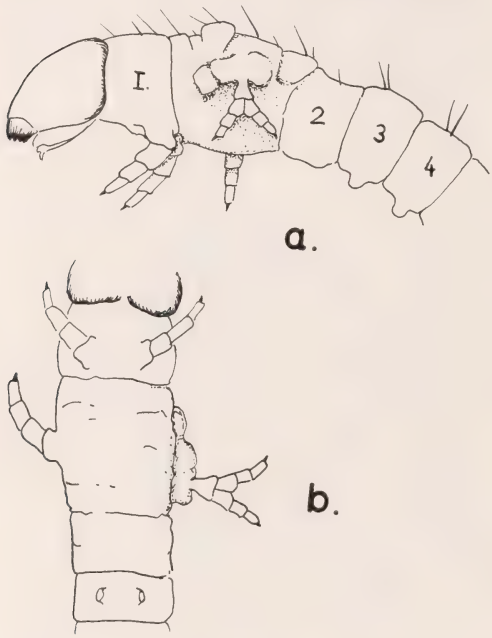


Abb. 102.

91 / 7: rechts-ventral, 46–58%, Bestrahlungsdauer 8 Min., Bestrahlungsalter 16 Std. Embryo, der die Eihülle nich verlassen konnte. Das zweite und dritte Thoraxsegment und das erste Abdominalsegment sind verwachsen. Auf der linken Seite ist ein Doppelbein ausgebildet. *a*) Ansicht von links; *b*) Ansicht von ventral.

merkwürdige Auswüchse, wie sie in Abb. 95, 96 und 100 dargestellt sind, auftreten können.

Rein imaginal treten überhaupt nur Segmentunterdrückungen auf, wie sie Abb. 73 und 75 zeigen, mit Ausnahme eines Falles, in dem eine Spaltung der Augenanlage vorliegt (Abb. 103, 65 *c* 2). Leider ist die Puppe eingegangen, doch war an ihr deutlich zu erkennen, dass das Pigment des rechten Auges auf drei Stellen des Kopfes verteilt war. Die histologische Untersuchung zeigte, dass

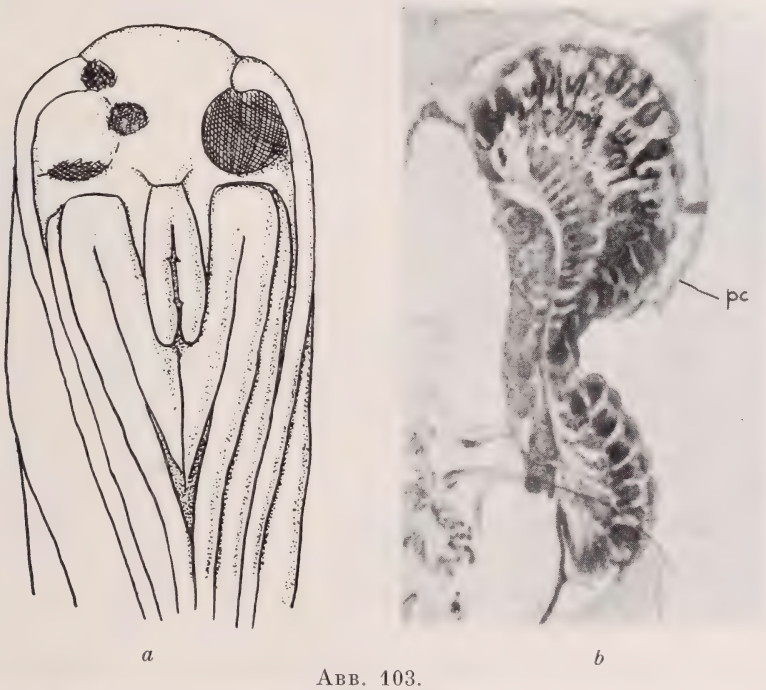


Abb. 103.

65 *c* 2: rechts, 60–70%, Bestrahlungsdauer 2 Min., Bestrahlungsalter 18 Std. Die rechte Augenanlage der Puppe ist in drei Teile gespalten. *a*) Ventralansicht der Puppe mit den drei stark pigmentierten Stellen des rechten Auges. *b*) Schnitt durch die rechte Augenanlage. Die Puppencuticula (*pc*) hat sich zum Teil abgelöst.

die Gesamtzahl der Ocellen ungefähr derjenigen eines normalen Auges entsprach (Abb. 103 *b*). Möglicherweise waren noch andere Teile des Kopfes stark geschädigt, sodass sich der Defekt letal auswirkte.

Wir finden also im Stadium der Amnionbildung m e h r ; aber w e n i g e r u m f a n g r e i c h e Defekte, nur Unter-

drückungen und keine Regulationsleistungen. Dies bedeutet eindeutig eine Abnahme der Regulationsfähigkeit, ja, wir haben guten Grund, anzunehmen, dass in diesem Stadium die larvale Determination abgeschlossen ist.

d) Stadium der schiffchenförmigen Keimanlage, 20–24 Stunden nach der Eiablage.

Das Stadium der schiffchenförmigen Keimanlage ist charakterisiert durch das Einwandern von Dotter zwischen Amnion und

Abb. 104.

24 *c* 2: Totalbestrahlung, Bestrahlungsalter 24 Std., Bestrahlungsdauer 30″. Der rechte Vorderflügel ist doppelt ausgebildet. *a*) Ansicht von dorsal; *b*) von der Seite (die Beine sind entfernt worden).

Serosa an den Polen, die Bildung der Kopflappenbucht, die Konzentrierung der Keimanlage auf der Ventralseite und deren Längenwachstum.

459 zonenweise bestrahlte Eier ergaben 279 normale und 33 abnorme, schlüpffähige Raupen, 203 normale und 3 rein imaginal abnorme Schmetterlinge. Wir finden hier wieder einen hohen Pro-

zentsatz abnormer Raupen, während die Zahl der rein imaginalen Defekte abnimmt. In den oben genannten Zahlen sind 570 total bestrahlte Eier unberücksichtigt, deren Raupen nicht genau genug untersucht wurden, um einen Irrtum auszuschliessen. Sie ergaben 22 Imaginaldefekte, von denen wir also nicht wissen, ob es solche rein imaginaler Art sind, und 166 normale Schmetterlinge. Bei diesen Imaginaldefekten handelt es sich durchwegs um Unterdrückungen von Abdominalsegmenten (Abb. 76, 77, 80, 82 und 84), mit Ausnahme einer Spaltung des rechten Vorderflügels, die in Abb. 104 (24 *c* 2) dargestellt ist. Obwohl die Spalthälften viel zu schmal und zu kurz sind, scheint es sich doch um eine echte Doppelbildung zu handeln, da sowohl der Hinterrand des vorderen als auch der Vorderrand des hinteren Teils mit Borsten und Haaren besetzt sind und so den beiden Spalthälften den Charakter von Ganzbildungen verleihen. Leider ist vom Flügelgeäder gar nichts zu erkennen. Der hintere Teil des Doppelflügels sitzt scheinbar am Metathorax, doch ist er durch eine schmale Leiste mit dem vorderen Teil verbunden. Dass es sich bei dem mittleren Flügelstück eher um ein Spaltprodukt des Vorderflügels handelt, wird dadurch bestätigt, dass es nicht, wie der Hinterflügel, ein Frenulum trägt. Vom Retinaculum ist leider an keinem der drei rechtsseitigen Flügel etwas zu erkennen. Abb. 105 (24 *e* 7) stellt ein Tier derselben Versuchsklasse dar, bei dem Meso- und Metathorax rechts verschmolzen sind. Auf der rechten Seite ist nur e i n Flügel vorhanden, der als Verschmelzungsprodukt von Vorder- und Hinterflügel zu betrachten ist; denn der Vorderrand mit der Tegula hat Vorderflügelcharakter, der Hinterrand aber mit den langen Haaren und besonders mit dem typischen Haarbüschel an der Basis gleicht mehr demjenigen eines Hinterflügels. Auch das Flügelgeäder (vergl. Abb. 18) gleicht in der vorderen Hälfte mehr dem eines Vorderflügels, in der hinteren mehr demjenigen eines Hinterflügels. Auch diese Flügelbildung, eine harmonische Ganzbildung aus zwei Anlagen, lässt sich nur erklären, wenn man annimmt, dass die Anlagen noch weitgehend regulationsfähig, also noch nicht voll determiniert sind.

Was die larvalen Defekte betrifft, so handelt es sich hier wiederum um larvo-imaginale und zwar um Unterdrückungen und eventuell um unechte Doppelbildungen wie in Abb. 107 und 108, wo das Doppelbein aus den beiden Anlagen desselben Segments hervorgegangen zu sein scheint. Die Defekte sind die gleichen, wie

sie im Stadium der Amnionbildung erzielt wurden, nur sind sie bei gleicher Bestrahlungsart durchschnittlich auf noch kleinere Bezirke beschränkt. Zum ersten Mal treten in diesem Stadium Defekte auf, die nicht ein ganzes Raupenbein, sondern nur 2—3 Glieder desselben betreffen (vergl. Abb. 112 ff.). Dies bedeutet eine weitere

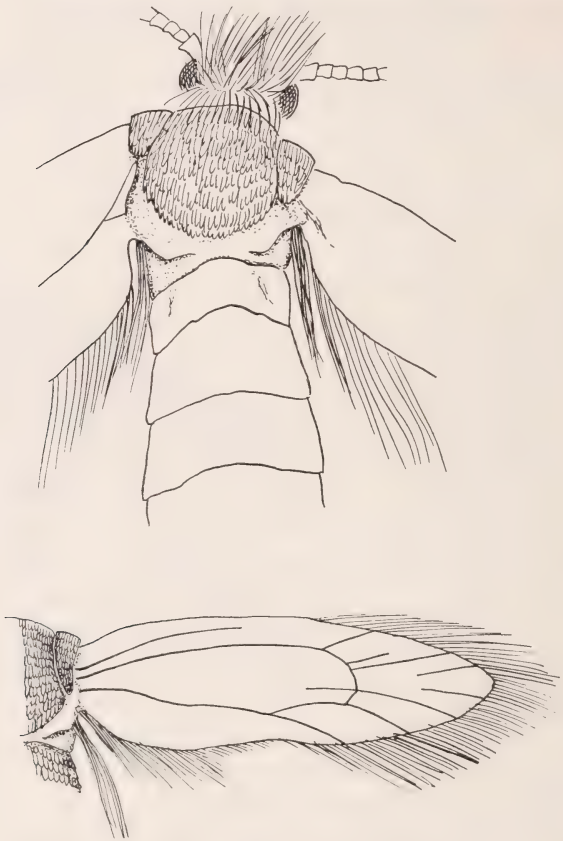


Abb. 105.

24 *e* 7: Totalbestrahlung, Bestrahlungsalter 24 Std., Bestrahlungsdauer 90″. Rechts ist nur ein Flügel als Verschmelzungsprodukt von Vorder- und Hinterflügel ausgebildet.

Einschränkung der Regulationsfähigkeit, da nun auch die äussersten Beinglieder ausgeschaltet werden können, ohne dass sie durch Regulation wieder ergänzt werden können.

Die drei sicher rein imaginalen Defekte sind: einseitige

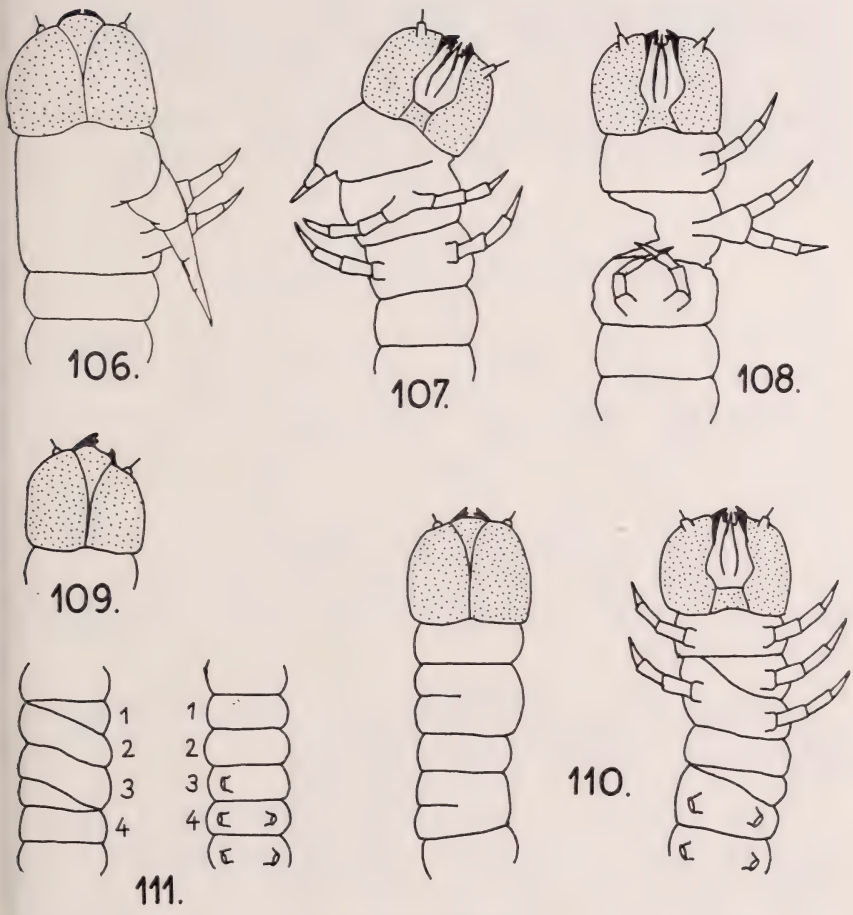


Abb. 106–111.

Larvale, im Stadium der schiffchenförmigen Keimanlage mit einer Bestrahlungsdosis von 8 Min. erzeugte Defekte. Alle diese Raupen waren schlüpffähig, doch konnten sie sich, mit Ausnahme der in Abbildung 111 dargestellten, nicht bis zur Verpuppung weiterentwickeln.

Abb. 106.	— 93 *e* 4:	links-ventral	46–57%	Alter	20	Std.
„ 107.	— 93 *e* 6:	ventral-rechts	44–55%	„	20	„
„ 108.	— 93 *f* 3:	links	38–49%	„	20	„
„ 109.	— 94 *d* 1:	rechts-dorsal	60–70%	„	24	„
„ 110.	— 94 *f* 4:	ventral	40–50%	„	24	„
„ 111.	— 93 *f* 5:	links-dorsal	42–51%	„	20	„

Unterdrückung eines Thorax-, eines Abdominalsegments und eines Lippentasters. Dass wir die beiden oben besprochenen Flügeldefekte, bei denen die Raupen nicht genau untersucht wurden, als rein imaginal zu betrachten haben, ist selbstverständlich. Wir finden also im Stadium der schiffchenförmigen Keimanlage larval nur Unterdrückungen, imaginal aber noch Regulationsleistungen der Flügel.

e) Keimstreifstadium,

29–72 Stunden nach der Eiablage.

Das Keimstreifstadium ist charakterisiert durch die Segmentierung, das vollkommene Einsinken der Keimanlage in den Dotter, die Einbuchtung von Stomo- und Proctodaeum, das Auswachsen der Beinanlagen zu Zäpfchen und die Bildung der Mitteldarmanlage.

243 zonenweise bestrahlte Eier ergaben 180 normale, 39 abnorme schlüpffähige Raupen und 154 Schmetterlinge, von denen 5 rein imaginale Defekte aufwiesen. Die Defekte betreffen meist die Beine und sollen im Folgenden aufgezählt werden. Zunächst die larvalen Defekte:

1) Ein Thoraxbein ist dreigliedrig, das Endglied ist unterdrückt (Abb. 112–114): 13 Raupen, von denen 4 starben und 9 sich zu vollkommen normalen Imagines entwickelten.

2) Ein Thoraxbein ist zweigliedrig, die beiden distalen Glieder sind unterdrückt (Abb. 115–117): 17 Raupen, von denen 6 eingingen und 11 sich zu normalen Imagines entwickelten.

3) Ein Thoraxbein ist eingliedrig, die drei distalen Glieder fehlen (Abb. 120): 2 Raupen, die beide das Puppenstadium nicht erreichen konnten.

4) Ein Thoraxbein nur als kleine Warze ausgebildet (Abb. 118 und 119): 2 Raupen, von denen eine starb, die andere aber eine völlig normale Imago ergab. Somit entwickelte sich die Imaginalanlage wohl unbehindert in jener Warze.

5) Ein Thoraxbein fehlt narbenlos: 2 Raupen, von denen eine starb, die andere aber eine Imago ergab, deren entsprechendes Bein vollkommen fehlte.

6) Ein Abdominalfüsschen fehlt: 1 Raupe, die sich zu einer normalen Imago entwickelte.

7) Einseitige Unterdrückung eines Abdominalsegmentes: 2 Raupen, die beide eingingen.

Auch die fünf rein imaginalen Defekte betreffen nur die Beine. Es sind ~~fünf~~ drei Doppelbildungen, die früher schon geschildert worden

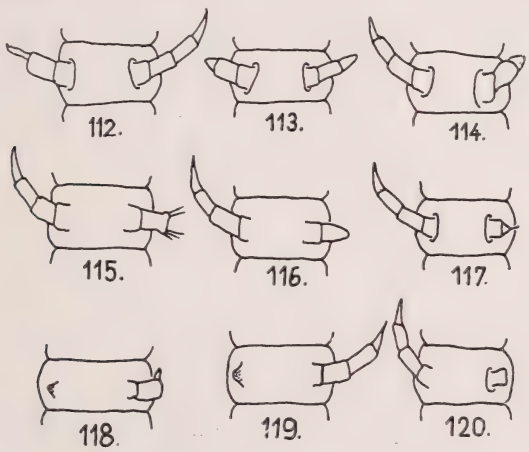


Abb. 112–120.

Durch Bestrahlung in Keimstreifstadien erzeugte larvale Beindefekte.

Abb. 112.	— 77 *e* 4:	ventral-rechts	55–64%	Dauer	2′	Alter	36 Std.
„ 113.	— 77 *e* 2:	ventral	51–61%	„	2′	„	36 „
„ 114.	— 74 *g* 7:	ventral-links	63–72%	„	2′	„	46 „
„ 115.	— 74 *c* 1:	ventral-links	47–58%	„	4′	„	46 „
„ 116.	— 74 *c* 2:	ventral	50–60%	„	4′	„	46 „
„ 117.	— 77 *f* 1:	ventral-links	50–60%	„	4′	„	36 „
„ 118.	— 77 *f* 1:	ventral-links	50–60%	„	4′	„	36 „
„ 119.	— 74 *c* 5:	ventral	55–64%	„	4′	„	46 „
„ 120.	— 74 *f* 3:	ventral	60–70%	„	4′	„	46 „

sind (vergl. Geigy und Lüscher 1942), und zwei Unterdrückungen von mehreren Beingliedern. Die Doppelbildungen bestehen in einer im Alter von 46 Stunden erzeugten Aufspaltung vom Femur an, einer im Alter von 48 Stunden erzeugten Verdopplung des Tarsus und einer im Alter von 60 Stunden erzeugten Aufspaltung der letzten zwei Tarsalglieder. Die Unterdrückungen bestehen im einen Fall in dem Fehlen eines ganzen Beins mit Ausnahme eines ganz kleinen, an Stelle der Coxa sitzenden, undefinierbaren Rudiments,

im andern Fall im Fehlen des Tarsus, der Tibia und eines Teils des Femur eines Beins.

Interessant ist nun, dass in zwei Fällen dieser imaginalen Beindefekte in dem vorausgehenden Larvenstadium ein larvaler Defekt des nächst vorderen Beins auftrat, dass also beispielsweise larval das zweite, imaginal aber das dritte Bein derselben Seite geschädigt war. In den Keimstreifstadien, in denen diese Fälle erreicht wurden, sind die larvalen Beine schon als ziemlich lange, schräg nach hinten gerichtete Zäpfchen zu erkennen (vergl. Abb. 11). Es ist nun leicht einzusehen, dass das Bestrahlungsfeld gleichzeitig über der Spitze der vorderen und über der Basis der hinteren Beinanlage liegen kann. Demnach können wir annehmen, dass schon in diesen frühembryonalen Stadien die imaginale Beinanlage in der Basis der Raupenbeinanlage liegt.

Dass im Keimstreifstadium keine Kopfdefekte und fast keine Segmentdefekte auftreten, erklärt sich ohne weiteres aus der Lage der Keimanlage im Ei. Sie ist in diesen Stadien fast vollkommen in Dotter eingebettet, und nur die Beine bleiben den Ultraviolettstrahlen zugänglich (vergl. Abb. 10 und 11).

Anhangsweise sei hier noch erwähnt, dass in älteren als 72 Stunden alten Stadien bestrahlte Eier im Allgemeinen keine Abnormitäten mehr ergaben, dass aber in einer im Alter von 96 Stunden bestrahlten Serie von 14 Eiern neben 13 normalen eine abnorme Raupe auftrat, die ein nur dreigliedriges Bein aufwies. Auffallenderweise war nun bei der daraus hervorgegangenen Imago der Tarsus des entsprechenden Beins auf drei Glieder verkürzt, es fehlten also zwei Tarsalglieder. Wir schliessen daraus, dass sich in diesem Stadium die imaginale Beinanlage auf die ganze Raupenbeinanlage erstreckt, wie das auch Bodenstein 1935 für junge Raupen von *Phryganidia* und *Vanessa* festgestellt hat, dass aber die imaginale Determination der Beine in diesem Stadium bereits abgeschlossen ist. Es soll noch gezeigt werden, dass die imaginale Determination der Beine wahrscheinlich während dem Keimstreifstadium vollzogen wird.

Betrachten wir nun nochmals die im Keimstreifstadium entstandenen larvalen Defekte. Die Beindefekte wirkten sich grösstenteils imaginal nicht aus. Das Larvenbein kann also fast vollkommen unterdrückt sein, so dass es nur als kleine Warze zu erkennen ist, ohne dass das imaginale Bein in irgend einer Weise geschädigt

wird. Fehlt aber das Larvenbein ganz, welcher Fall leider nur einmal bis zur Imago durchgezüchtet werden konnte, so fehlt auch das Imaginalbein vollkommen. Wir können somit annehmen: entweder, dass sich die Imaginalanlage hier im ersten Raupenbeinglied befindet, oder, dass sie sich auf das ganze Bein erstreckt, jedoch noch weitgehend regulationsfähig ist, sodass der Teil, der sich in der Basis der Raupenbeinanlage befindet, das ganze Imaginalbein ergänzen kann. Auf Grund der drei imaginalen Doppelbildungen wurde schon früher (Geigy und Lüscher 1942) die Vermutung ausgesprochen, dass sich innerhalb der (präsumptiven) Imaginalanlage eine Zone erhöhter Empfindlichkeit in distaler Richtung verschiebe, und dass dieser Vorgang als ein determinativer zu bewerten sei. Diese Vermutung soll heute noch durch zwei weitere Tatsachen gestützt werden: einmal, dass Bestrahlungsversuche in älteren als 60 Stunden alten Entwicklungsstadien keine Imaginaldoppelbildungen mehr ergaben, und ein Bestrahlungsversuch im Alter von 96 Stunden sogar zeigte, dass auch die letzten Beinglieder nicht mehr durch Regulation ergänzt werden; und dann, dass bei einem im Alter von 48 Stunden erzeugten rein imaginalen Beindefekt die Coxa und der Teil des Femur, die noch erhalten sind, nicht in der Lage waren, den Rest des Beins durch Regulation zu ergänzen. Nach unserer Annahme war die imaginale Beinanlage in diesem Stadium bereits bis in den distalen Teil der Tibia determiniert.

Wir stellen also abschliessend fest: im Keimstreifstadium ist die larvale Determination vollständig abgeschlossen, während imaginal gerade die Determination der Beine vollzogen wird.

In dieser Besprechung blieben 260 im Keimstreifstadium total bestrahlte Eier, deren Larven nicht genau genug untersucht wurden, um einen Irrtum auszuschliessen, unberücksichtigt. Sie ergaben 5 normale und 5 abnorme Imagines, deren Defekte durchwegs in einseitig unterdrückten Abdominalsegmenten bestanden (Abb. 78, 79 und 83). Von den 39 Raupen zeigten 10, die alle eingegangen sind, larvale Defekte, durchwegs Beine, die auf 1—2 Glieder reduziert waren.

VI. DAS ANLAGEMUSTER IM EI VON *TINEOLA*

Nachdem es einmal gelungen war, durch lokalisierte Bestrahlung der Eier larvale Defekte zu erzeugen, erschien es auch möglich, aus dem Endzustand der Embryonalentwicklung, aus der Lage des Defekts in der Raupe auf die prospektive Bedeutung der bestrahlten Bezirke zu schliessen. Dadurch war die Möglichkeit gegeben, mit Hilfe vieler Defekte ein möglichst vollständiges Anlagemuster im Blastodermstadium zu entwerfen.

Es ist leicht verständlich, dass mit der verhältnismässig groben Bestrahlungsmethode kein sehr genaues Anlagemuster erstellt werden konnte. Es wurden keine kleineren Bezirke als 1/10 der Eilänge bestrahlt, und in der Breite konnte überhaupt keine Einschränkung der Bestrahlungszone erreicht werden. Für genauere Untersuchungen in dieser Richtung wäre der TSCHACHOTIN'sche Strahlenstichapparat, wie ihn SEIDEL (1935) für die Erforschung des Anlagenplanes von *Platycnemis* benützte, unerlässlich.

Da es wünschenswert erschien, möglichst viele Defekte zu erhalten, und da die Lebensfähigkeit der Larven für diese Untersuchungen ohne Bedeutung war, wurden die acht für die Ermittlung des Anlagenplanes bestimmten Serien mit der starken Dosis von 8 Minuten bestrahlt. Die Embryonen, die dann den schlüpffähigen Zustand nicht erreichen konnten, wurden zur Untersuchung aus der Eihülle herausgelöst. Es wurden 683 Eier in den Altern von 8, 10, 12, 14, 16, 18, 20 und 24 Stunden (frühes Blastoderm bis schiffchenförmige Keimanlage) bestrahlt. Das Ergebnis war zahlenmässig befriedigend, indem neben 352 normalen Raupen 78 abnorme aus den Eiern hervorgingen. Von den 253 Embryonen, die nicht schlüpfen konnten, zeigten 174 Defekte. Zur Analyse standen mir also neben den Resultaten aus früheren Bestrahlungsserien 252 abnorme Individuen zur Verfügung.

Bei der Untersuchung dieser Raupen und besonders der Embryonen zeigte sich nun aber, dass die durch diese starken Bestrahlungsdosen bei gleicher Strahlenfeldgrösse erzeugten Defekte im allgemeinen viel ausgedehntere Organbezirke der Raupen betrafen als nach den früheren, mit schwachen Dosen erzielten Defekten zu erwarten war. Hier muss allerdings betont werden, dass bei diesen

TABELLE 1.

Ergebnisse verschiedener Bestrahlungszeiten im grosszelligen Blastoderm von 10 Std. bei einer Bestrahlungszone von 50–60% auf der Ventralseite.

Bestrahlungsdauer			
1 ½ Min.	2 Min.	4 Min.	8 Min.
73 *b* 3 Raupe normal.	59 *f* 10 Raupe normal.	67 *e* 1 nicht geschlüpft. Embryo ?	88 *f* 3 Embryo. Maxillen und Labium fehlen.
73 *b* 4 Zweites linkes Bein fehlt.		67 *e* 5 Raupe normal.	88 *f* 4 Embryo. Thoraxsegment 2 fehlt rechts, links Doppelbein, Thoraxsegment 3 fehlt, Abdomensegmente 1/2 fehlen rechts. (Abb. 55.)
73 *c* 1 Abdomensegment 1 fehlt links.		67 *e* 10 Abdomensegment 1 dorsal unterbrochen.	88 *f* 6 Embryo. Maxille, Labium und Thoraxsegmente 1–3 fehlen links.
73 *c* 6 Raupe normal.			88 *f* 7 Embryo. Thoraxsegment 2 ohne Beine, Thoraxsegment 3 trägt dreifaches Bein. (Abb. 57.)
73 *c* 8 Raupe normal.			88 *f* 9 Embryo. Drittes Beinpaar fehlt, Thoraxsegment 3 bis Abdomensegment 7 angeschwollen. (Abb. 58.)
73 *d* 3 nicht geschlüpft. Embryo ?			88 *f* 10 Embryo. Zweites und drittes linkes Bein fehlen.
73 *d* 7 Raupe normal.			

Tabelle 2.

Ergebnisse verschiedener Bestrahlungszeiten im mittleren Blastodermstadium von 12 Std. bei einer Bestrahlungszone von 40–50% auf der Ventralseite.

Bestrahlungsdauer			
1 ½ Min.	2 Min.	4 Min.	8 Min.
71 *f* 1 normale Raupe.	57 *e* 1 nicht geschlüpft. Embryo ?	63 *f* 1 Doppelbildung am zweiten linken Bein. (Abb. 63.)	89 *g* 2 Embryo. Rechtsseitig fehlen alle Thoraxbeine.
71 *f* 6 normale Raupe.	57 *e* 3 nicht geschlüpft. Embryo ?	63 *f* 2 Thoraxsegmente 2–3 schraubenartig. Abdomensegment 1 fehlt.	89 *g* 6 Embryo. Alle Thoraxbeine fehlen. Thoraxsegment 2– Abdomensegment 4 kaum ausgebildet.
71 *g* 4 normale Raupe.	57 *e* 6 Drittes rechtes Bein fehlt.	63 *f* 3 Thoraxsegment 3 und Abdomensegmente 1 & 2 ventral unterbrochen.	89 *g* 9 Embryo. Doppelbildung von Abdomensegment 6 an. (Abb. 61.)
71 *g* 5 drittes linkes Bein nur dreigliedrig.	57 *f* 5 Abdomensegmente 1–3 links stark angeschwollen.	63 *f* 8 normale Raupe.	
71 *g* 7 normale Raupe.	66 *f* 6 nicht geschlüpft. Embryo ?		
	66 *f* 7 nicht geschlüpft. Embryo ?		

früheren Serien die nicht schlüpffähigen Embryonen gar nicht untersucht wurden, dass diese also möglicherweise auch umfangreichere Defekte erlitten haben. Es zeigen ausserdem die bei gleicher Bestrahlungsart erreichten Defektbildungen grosse Verschiedenheit. Diese Tatsachen sind am besten aus den Tabellen 1—3 zu ersehen, in denen die Ergebnisse der in gleicher Weise, aber mit verschie-

Tabelle 3.

Ergebnisse verschiedener Bestrahlungszeiten im mittleren Blastodermstadium von 12 Std. bei einer Bestrahlungszone von 60–70% auf der Ventralseite.

Bestrahlungsdauer				
1 Min.	1 ½ Min.	2 Min.	4 Min.	8 Min.
68 *e* 5 normale Raupe.	71 *b* 4 normale Raupe.	57 *c* 3 rechte Mandibel und Maxille fehlen.	63 *d* 8 nicht geschlüpft. Embryo ?	89 *e* 6 normale Raupe.
68 *f* 2 normale Raupe.	71 *b* 6 normale Raupe.	57 *c* 10 normale Raupe.	63 *d* 9 Kopfkapsel links angeschwollen.	89 *e* 8 Embryo. Maxillen und Labium fehlen.
				89 *e* 9 Embryo. Ganze rechte Kopfhälfte fehlt.

denen Dosen bestrahlten Eier zusammengestellt sind. Es ergibt sich also eine Relation zwischen der Stärke der Bestrahlungsdosis und der Ausdehnung des erreichten Defekts.

Es wurde nun versucht, die Bezirke, in denen einzelne Organe geschädigt werden können, auf der Eioberfläche abzugrenzen. Die Abb. 121 zeigt ein Ei von der Ventralseite im Alter von 10 Stunden. Auf ihm

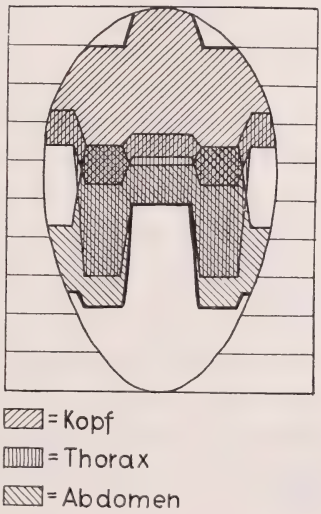


Abb. 121.

Anlagemuster der Ventralseite im Blastodermstadium vom Alter 10 Std. Alle Bestrahlungsorte, wo Kopf-, Thorax- und Abdomendefekte erzielt werden konnten, wurden für die Entwerfung dieses Planes berücksichtigt. Daraus resultiert, dass sich die Anlagebezirke stark überdecken.

sind die Bezirke, in denen Kopf-, Thorax- und Abdominaldefekte erzielt werden können, eingezeichnet. Es zeigt sich, dass diese Flächen recht unregelmässig gestaltet sind und sich ausserordentlich stark überschneiden. Thorax und Abdomen überdecken sich überhaupt grösstenteils und an zwei Stellen ist es möglich, Kopf-, Thorax- und Abdomendefekte zu erzeugen. Dies kann nun in einem Ei vom sog. Mosaiktypus der Wirklichkeit kaum entsprechen, und wir müssen uns zunächst einmal fragen, woher einerseits die grosse Ausdehnung der Defektbereiche bei Anwendung starker Bestrahlungsdosen und andrerseits die grosse Verschiedenheit in den bei gleicher Bestrahlungsart betroffenen Larvenorganen kommt. Man vergleiche in Tabelle 1 die gleich behandelten Tiere 88 *f* 3 und 88 *f* 9 (Kolonne rechts): im einen Fall fehlen Maxillen und Labium, im andern ist fast das ganze Abdomen abnorm. Ähnliche Abdominaldefekte sind ebensogut auch durch Bestrahlung einer 30%-Teilstriche weiter hinten im Ei liegenden Zone erzielbar (vergl. Abb. 121).

Es ist anzunehmen, dass bei langer Bestrahlungsdauer die Schädigung grösser wird, dass die Heilung der „Wunde" erschwert ist, und dass eventuelle Regulationsleistungen unterbleiben können. Damit ist wohl erklärt das häufigere Auftreten von Defekten, nicht aber ihre grosse Ausdehnung und ihre Verschiedenheit. Es sollen nun nachfolgend die möglichen Fehlerquellen besprochen werden. Bis jetzt konnte jedoch nicht festgestellt werden, in welchem Masse jede einzelne an dem Zustandekommen unserer Resultate beteiligt ist.

1. Die Abstrahlung in benachbarte Organregionen. — Bei jeder Bestrahlung (vergl. Abb. 2) werden neben den direkten Strahlen auch indirekte, schwächere Strahlenbündel schräg einfallen, die bei den langen Bestrahlungszeiten auch noch eine schädigende Wirkung auf die benachbarten Eiregionen haben können. Auch ist wohl anzunehmen, dass die direkten Strahlen an den mannigfachen Strukturen sowohl an der Oberfläche, als auch im Innern des Eis, an der Blastodermschicht und eventuell auch noch an Dotterkörnchen, nach allen Richtungen reflektiert werden können und so ebenfalls die benachbarten Bezirke, wenn auch in weit schwächerem Masse, zu schädigen vermögen.

2. Die sekundäre Beeinflussung benachbarter Organregionen durch die durch Ultraviolettbestrahlung geschädigten oder gar abgetöteten Eibereiche. Auch sie spielt wohl eine gewisse Rolle. Man kann sich sehr wohl vorstellen, dass in den geschädigten Teilen gewisse Giftstoffe gebildet werden, die dann ihrerseits auf die umliegenden Bezirke einwirken. Andrerseits wäre auch denkbar, dass ein vorhandener, für die Ausbildung gewisser Organe unerlässlicher Stoff, etwa ein Differenzierungsagens, das später noch die Aufgabe gehabt hätte, in weiter vorn oder hinten gelegenen Eibezirken seine Wirkung auszuüben, stark geschädigt werden kann. Die sekundäre Beeinflussung scheint zusammen mit der Abstrahlung für die grosse Ausdehnung der Defekte verantwortlich zu sein. Beide werden sich von der bestrahlten Stelle aus gleichmässig nach allen Richtungen auswirken, sodass wir, um diese Fehler richtig zu berücksichtigen, bei den ausgedehnten Defekten nur die Mitte des Defektbereichs für die Entwerfung des Anlagenplanes in Betracht ziehen dürfen, wie es in der Tabelle 5 bei der Berechnung der Durchschnittswerte in der Kolonne B durchgeführt wurde.

3. Die individuelle Variation. — Sie ist vermutlich sehr gross, wie ja auch die äussere Eiform und -grösse ausserordentlich variiert. Sie drückt sich aus in der grossen Verschiedenheit der bei gleicher Bestrahlungsart erzeugten Defekte. Die ausserordentlich grosse Variation in der Verteilung der Anlagen auf der Oberfläche des Blastoderms macht es vollkommen unmöglich, ein für jedes Ei auch nur annähernd gültiges Anlagenmuster zu erstellen. Wenn wir die Variation in erster Linie berücksichtigen, wird es uns am besten gelingen, unserem Ziele nahezukommen, wenn wir aus den erhaltenen Defekten für die Lage der einzelnen Organanlagen Durchschnittswerte errechnen, wie dies in Tabelle 5, Kolonne A, geschehen ist. Auf diese Weise werden wir wenigstens in groben Zügen den Anlagenplan des Durchschnittseis erhalten. Genau würde dieser Durchschnittsanlagenplan nur, wenn uns sehr viel mehr Resultate zur Auswertung zur Verfügung stehen würden. Dieser Anlagenplan hat dann leider nur theoretisches Interesse, weil man sich praktisch nicht auf ihn verlassen kann, wenn man nicht mit ungeheuer grossen Zahlen arbeitet. Die individuelle Variation in bezug auf das Anlagenmuster wurde auch von Seidel (1935)

Tabelle 4.

Serie 88. — Bestrahlungsalter 10 Std.

	Durchschnitt	Dorsal	Lateral	Ventral
Kopfkapsel	80,8% (67–100)		*b* 5 91–100 *c* 3 80–90 *c* 9 80–90 *d* 2 72–81 *d* 4 69–80	*b* 7 90–100 *c* 7 80–90 *c* 10 80–90 *d* 1 67–78 *d* 3 72–81 *d* 8 68–79 *e* 9 61–71
Labrum	84,8% (83–87)	*c* 8 79–90	*c* 3 80–90	*c* 10 80–90
Antenne	80,9% (79–83)		*b* 5 91–100 *c* 4 81–91 *c* 9 80–90 *d* 2 72–82 *e* 10 61–71	*b* 7 90–100 *c* 7 80–90 *c* 10 80–90 *d* 3 72–81 *d* 8 68–79 *e* 9 61–71
Mandibel	75,8% (74–79)	*e* 4 60–70	*b* 5 91–100 *c* 9 80–100 *d* 4 69–80 *d* 9 68–78 *e* 2 59–69 *e* 3 62–72 *e* 5 64–73	*b* 7 90–100 *c* 7 80–90 *c* 10 80–90 *d* 1 67–78 *d* 3 72–81 *d* 8 68–79 *e* 1 62–72 *e* 9 61–71
Maxille	73,3% (72–74)	*e* 4 60–70	*d* 4 69–80 *e* 5 64–73 *i* 8 64–73	*b* 7 90–100 *c* 7 80–90 *c* 10 80–90 *d* 8 68–79 *e* 1 62–72 *e* 9 61–71 *f* 3 54–63
Labium	70,7% (67–72)		*i* 8 64–73	*c* 10 80–90 *f* 3 54–63
Thorax I	61,2% (60–67)		*i* 8 64–73	*f* 6 49–59
Thorax II	56,2% (55–60)	*h* 4 36–45	*i* 8 64–73	*f* 4 55–64 *f* 6 49–59 *f* 7 50–60 *f* 8 46–58 *f* 9 49–59 *f* 10 55–64 *g* 6 57–67

TABELLE 4 *(Fortsetzung)*.

	Durchschnitt	Dorsal	Lateral	Ventral
Thorax III	53,3% (52–55)	*h* 4 36–45	*f* 5 46–58 *i* 8 64–73	*f* 4 55–64 *f* 6 49–59 *f* 7 50–60 *f* 8 46–58 *f* 9 49–59 *f* 10 55–64 *g* 4 43–52 *g* 6 57–67 *h* 5 30–40
Abdomen 1	47,8%	*h* 4 36–45	*h* 3 33–43	*f* 4 55–64 *f* 9 49–59 *f* 10 55–64 *g* 4 43–52
Abdomen 2	46,2%	*h* 4 36–45		*f* 4 55–64 *f* 9 49–59 *f* 10 55–64 *g* 4 43–52 *h* 5 30–40 *h* 9 22–33
Abdomen 3	42,3%	*h* 4 36–45		*f* 9 49–59 *f* 10 55–64 *g* 4 43–52 *h* 1 26–37 *h* 5 30–40 *h* 9 22–33
Abdomen 4	42,3%	*h* 4 36–45		*f* 9 49–59 *f* 10 55–64 *g* 4 43–52 *h* 1 26–37 *h* 5 30–40 *h* 9 22–33
Abdomen 5	42,4%	*h* 4 36–45 *i* 1 20–30	*f* 5 46–58	*f* 9 49–59 *f* 10 55–64 *h* 1 26–37 *h* 5 30–40
Abdomen 6	47,2% ! !	*h* 4 36–45		*f* 9 49–59 *f* 10 55–64 *h* 5 30–40
Abdomen 7	37,8%	*h* 4 36–45		*h* 5 30–40
Abdomen 8	36,2%	*h* 4 36–45	*h* 8 28–38	*h* 5 30–40
Abdomen 9	33,2%		*h* 7 26–37	*h* 5 30–40
Abdomen 1–9	40,5% (33–52)			

für *Platycnemis* festgestellt, doch sind merkwürdigerweise die Schwankungen bei diesem regulativen Eitypus viel geringer.

4. Die Regulation. — Selbstverständlich müssen bei Anwendung der Defektmethode alle diejenigen Organe, die nach dem Eingriff durch Regulation wieder ergänzt werden können, unserer Beobachtung entgehen. Dies betrifft im Blastodermstadium in erster Linie die letzten Abdominalsegmente und die Beine (vergl. Kapitel V *b*). Es ist deshalb sehr schwer, wenn nicht unmöglich, die hintere Grenze der Keimanlage im Blastodermstadium festzustellen. Über die prospektive Bedeutung der noch regulationsfähigen Eibezirke könnte nur eine Vitalfärbemethode (im Sinne von Vogt), die jedoch bis jetzt an Insekteneiern nicht angewendet werden konnte, Aufschluss geben. Die Fehler, die durch Regulationsleistungen entstehen, werden sich in zu schwachen Defekten oder im Ausbleiben derselben äussern, niemals aber ausgedehntere Defekte ergeben. Sie sind also für die in unserem Falle meist zu grossen Defekte jedenfalls nicht mitverantwortlich.

Werden nun alle aus den erhaltenen Defekten geschlossenen Organanlagen getreulich auf einer Eioberfläche eingezeichnet, so entsteht ein unentwirrbares Durcheinander. Schon Abb. 121 gibt einen Begriff, wie die Organanlagen dann übereinandergreifen werden, wo doch nur die drei Haupt-Körperabschnitte eingetragen sind. Noch eindrucksvoller zeigt sich diese Tatsache, wenn wir in Tabelle 4 die Ausdehnung der einzelnen Organanlagen vergleichen. So bedeckt die Antennenanlage die Fläche von 61–100%-Teilstrichen, die Maxillenanlage gar erstreckt sich fast über die ganze Eihälfte von 54–100%-Teilstrichen. Die Anlage des 4. Abdominalsegmentes erstreckt sich von %-Teilstrich 22 bis 64. Es ist nun aber anzunehmen, dass diese grosse Ausdehnung der präsumptiven Organanlagen nicht der Wirklichkeit entspricht; denn sonst müssten auch schwache Bestrahlungsdosen sehr ausgedehnte Defekte ergeben; sie wird vielmehr nur vorgetäuscht infolge der enormen individuellen Variabilität. Deshalb ist es nur möglich, einen Anlagenplan mit Hilfe von Durchschnittswerten zu entwerfen. Die Defekte können nach zwei Methoden ausgewertet werden (vergl. Tabelle 5). Wenn als Fehlerquelle die Variabilität überwiegt, so müssen wir die Defekte in ihrer ganzen Ausdehnung berücksichtigen und für jede Organanlage ihre durchschnittliche Lage ermit-

Tabelle 5.

Vergleich der Durchschnittswerte für die Lage der verschiedenen Organanlagen bei Anwendung der verschiedenen Auswertemethoden.
Die Zahlen bedeuten %-Teilstriche.

Serie 88. — Bestrahlungsalter 10 Std. (vergl. Tabelle 4).

	A Die Defekte wurden in ihrer ganzen Ausdehnung berücksichtigt.	B Nur die Mitte des entstandenen Defekts wurde berücksichtigt.
Kopfkapsel	80,8	95,5
Labrum	84,8	85
Antenne	80,9	80,8
Mandibel	75,8	73,4
Maxille	73,3	59 ! !
Labium	70,7	68
Thorax I	61,2	57
Thorax II	56,2	53,5
Thorax III	53,3	58 !
Abdomen 1	47,8	50
Abdomen 2	46,2	44
Abdomen 3	42,3	31
Abdomen 4	42,3	31
Abdomen 5	42,4	25 ! !
Abdomen 6	47,2 !	—
Abdomen 7	37,8	—
Abdomen 8	36,2	33
Abdomen 9	33,2	31

teln, wie dies in der Tabelle 4 durchgeführt worden ist (Tabelle 5, Kolonne A). Überwiegen aber in ihrer Wirkung als Fehlerquellen die Abstrahlung und die sekundäre Beeinflussung, die sich, wie wir

gesehen haben, vom betroffenen Organ aus gleichmässig nach allen Richtungen hin auswirken, so dürfen wir jeweils nur die Mitte des erzeugten Defekts berücksichtigen (Tabelle 5, Kolonne B). Betrifft also beispielsweise der Defekt die Maxille, das Labium und das erste Thoraxsegment, so nehmen wir an, dass nur das Labium durch die direkten Strahlen getroffen worden ist.

Die nach diesen beiden Methoden der Auswertung gefundenen Werte sind für die Serie 88 vom Bestrahlungsalter 10 Stunden in Tabelle 5 zusammengestellt worden. Im Grossen und Ganzen stimmen die Resultate überein, doch zeigt sich, dass bei der Methode B grosse Unregelmässigkeiten vorkommen. Beispielsweise müsste darnach die Maxille hinter dem Labium, das dritte Thoraxsegment vor dem ersten, und das fünfte Abdominalsegment hinter dem letzten, neunten liegen. Nach der Methode A werden die Werte regelmässiger, die einzelnen Organanlagen kommen, mit einer Ausnahme (Abdominalsegment 6), in der richtigen Reihenfolge hintereinander zu liegen. Auch in den andern Serien waren die nach der Methode A gefundenen Werte regelmässiger, weshalb diese Methode zur Entwerfung des Anlagenplanes in Abb. 122 Verwendung fand. Damit ist nun aber nicht etwa bewiesen, dass die Abstrahlung und die sekundäre Beeinflussung keine Bedeutung haben (ohne sie wären ja die ausgedehnten Defekte gar nicht erklärbar); denn trotz den ungünstigen Resultaten bleibt die Methode B, sofern das zur Verfügung stehende Zahlenmaterial umfangreich genug ist, unbedingt die Zuverlässigere; denn sie berücksichtigt ja auch die Variabilität. In unserem Falle aber war das Zahlenmaterial viel zu klein. Während jeder Defekt nach der Methode B nur zur Berechnung einer einzigen Organanlage dient, findet er nach der Methode A fast immer zur Ermittlung der Lage mehrerer Anlagen Verwendung. So kommt es, dass wir bei Anwendung der Methode A ein weit grösseres Zahlenmaterial zur Verfügung haben und daraus erklärt sich auch die grössere Regelmässigkeit und damit in unserem Falle auch die grössere Zuverlässigkeit der Resultate.

Zur Ermittlung der Durchschnittswerte für den in Abb. 122 dargestellten Anlagenplan dienten alle Versuche, also die Ergebnisse der ventral, lateral und dorsal bestrahlten Eier, da sonst viel zu wenig Resultate vorhanden wären. Da weitaus die meisten Eier, die Defekte ergaben, lateral und besonders ventral bestrahlt waren, mag der Plan hauptsächlich für die Ventralseite Gültigkeit haben.

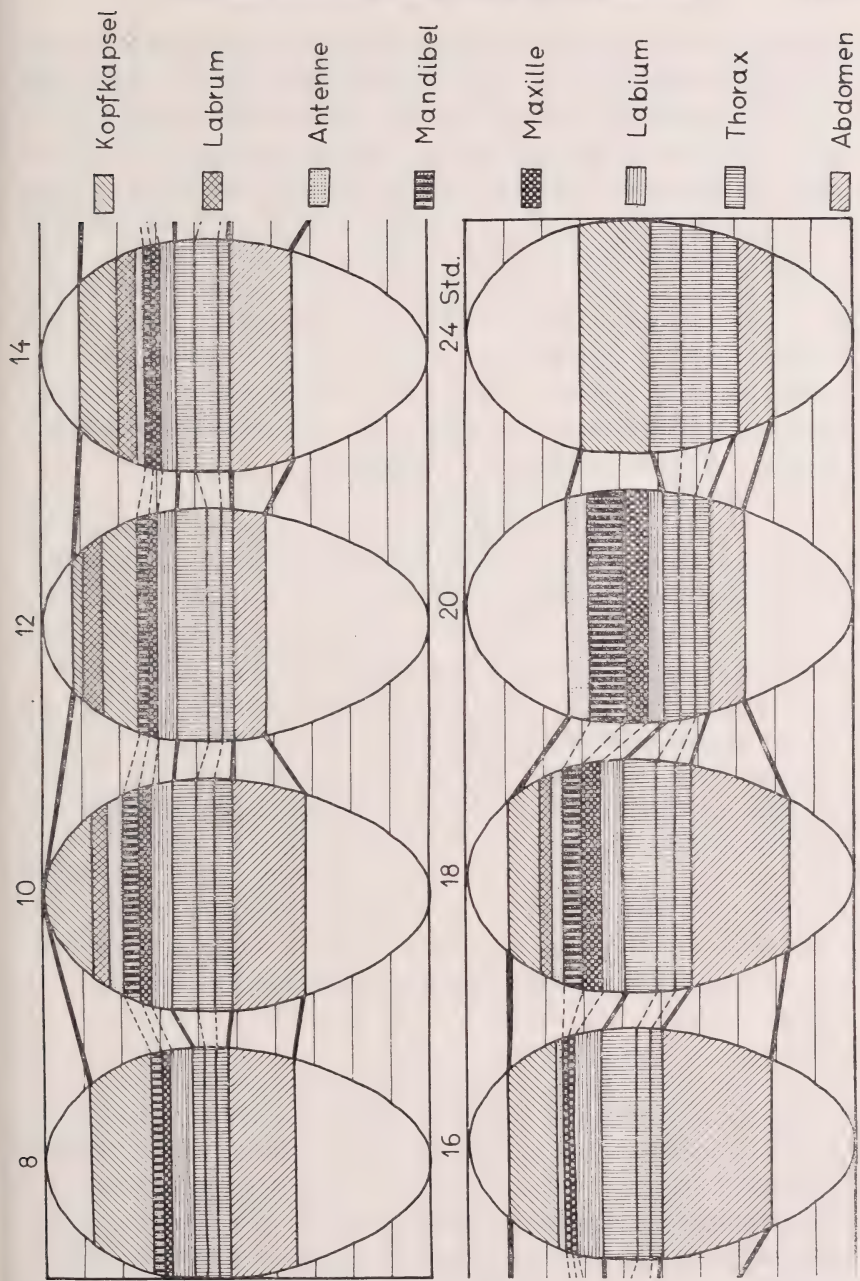


Abb. 122.
Das Anlagemuster im jungen Keim von *Tineola biselliella* im Alter von 8–24 Std., in Ventralansicht.

Die dorsal bestrahlten Eier ergaben erwartungsgemäss in den wenigsten Fällen Defekte, sodass angenommen werden kann, dass auf der Dorsalseite keine wichtigen Organanlagen liegen.

In Abb. 122 ist die vordere Grenze der Keimanlage die vorderste Stelle, an der noch Kopfkapsel- oder andere Kopfdefekte erzeugt werden konnten. Die hintere Grenze der Keimanlage entspricht dem Durchschnittswert für das letzte Abdominalsegment. Die Grenzen der einzelnen Organregionen wurden in der Mitte zwischen den Durchschnittswerten für die Organanlagen gezogen. Damit soll natürlich nicht gesagt sein, dass es sich in den einzelnen Fällen um scharfe Grenzen handelt; es ist wohl möglich, dass die einzelnen Regionen sich teilweise überschneiden, oder dass sie, wenigstens in jungen Stadien, in einander übergehen.

Was die in den Schemata der Abb. 122 leergelassenen Zonen betrifft, so ist entweder deren Bedeutung nicht auf diesem Wege ergründbar, oder aber es handelt sich um extraembryonales Blastoderm, das später zur Bildung der embryonalen Hüllen Verwendung findet. In den späteren Stadien (16–24 Stunden) entsprechen diesen leeren Zonen keine Teile der Keimanlage, wie schon aus Kapitel III*a* hervorgeht.

Als Gesamtüberblick über unsere Versuchsergebnisse liegt nun Abb. 122 vor, aus der wir folgende Resultate ablesen können: Die Keimanlage hat im Alter von 8 Stunden die Ausdehnung von %-Teilstrich 34–88, sie dehnt sich dann nach vorn und hinten aus und erstreckt sich im Alter von 10 Stunden von %-Teilstrich 33–100; dann zieht sie sich zusammen und erreicht im Alter von 12 Stunden ein Minimum an Ausdehnung (42–92%). Sodann dehnt sie sich langsam aber stetig besonders nach hinten aus, was einem Längenwachstum gleichkommt. Die scheinbare Verkürzung im Alter von 20 und 24 Stunden beruht nur auf dem Einsinken der vorderen und hinteren Teile der Keimanlage in den Dotter. Tatsächlich werden hier die einzelnen Organbezirke (Thoraxsegmente) ganz besonders in die Länge gezogen. Dass im Alter von 20 Stunden keine Kopfkapsel-, im Alter von 24 Stunden keine Mundgliedmassendefekte vorkamen, ist wohl ein Zufall. Immerhin kann angenommen werden, dass in diesem letzteren Stadium bereits die Anlagen von Labrum, Antennen und Mandibeln gegen die Dorsalseite zu eingesunken sind und deshalb nicht mehr geschädigt werden können. Im Zusammenhang mit dem Längenwachstum der

ganzen Keimanlage verschiebt sich der Thorax von der 12. Stunde an nach hinten; ebenso das Abdomen, bis schliesslich im Alter von 20 Stunden der hintere Teil desselben in den Dotter einsinkt.

Ob die Konzentrierung der Keimanlage im Alter von 12 Stunden und ihre nachherige Wiederausdehnung auf Bewegungsvorgänge der Blastodermzellen zurückgeführt werden kann, ist einstweilen noch nicht festgestellt worden. Möglicherweise handelt es sich um eine Zusammenscharung der Blastodermzellen nach einem (für *Tineola* noch nicht nachgewiesenen) Differenzierungszentrum (an der Grenze zwischen Kopf und erstem Thoraxsegment ?) hin, wie sie Seidel an *Platycnemis* beobachten konnte (1932, 1933 und 1935). Allerdings würde es sich im Vergleich zu *Platycnemis* nur um eine Andeutung einer Zusammenscharung handeln; denn wir haben es hier mit einem ganz andern Eitypus, mit einem Langkeim, dessen Längsachse mit der Längsachse des Eis übereinstimmt, zu tun. Die Keimanlage ist verhältnismässig lang, sie misst jeweils mindestens die Hälfte der Eilänge, und es erfolgt keine Blastokinese wie bei *Platycnemis*.

Es scheint, dass im jungen Blastodermstadium bei *Platycnemis* die Verteilung der Anlagen ähnlich ist wie bei *Tineola*, wenn auch die ganze Keimanlage mehr im hinteren Teil des Eis liegt. Später aber verschiebt sich die Keimanlage von *Platycnemis* durch Bewegungsvorgänge der Blastodermzellen stark nach hinten, während die Lage der Anlage bei *Tineola* im Grossen und Ganzen erhalten bleibt.

VII. DISKUSSION DER RESULTATE

Die hier geschilderten larvalen und imaginalen Defekte, die durch Ultraviolett-Bestrahlung in frühen Embryonalstadien erzielt werden konnten, stellen uns vor zwei Probleme. Das eine ist das teratogenetische, das sich mit der Frage nach der Entstehung der Defekte befasst. Das zweite, das Determinationsproblem, soll sich mit der Frage befassen, ob und in wie weit unsere Versuchsresultate Aufschlüsse über das Determinationsgeschehen im Ei der Kleidermotte geben können.

a) Die Genese der Defekte nach der Bestrahlung.

Es interessiert zunächst die unmittelbare Wirkung der Ultraviolettstrahlen auf die Eistruktur, die nur durch histologische Untersuchungen bestrahlter Eier studiert werden kann. Histologische Untersuchungen in dieser Richtung bieten aber gewisse Schwierigkeiten. Vor allem konnte in den Schnittserien meist nicht mit Sicherheit die bestrahlte Stelle gefunden werden; denn abge-

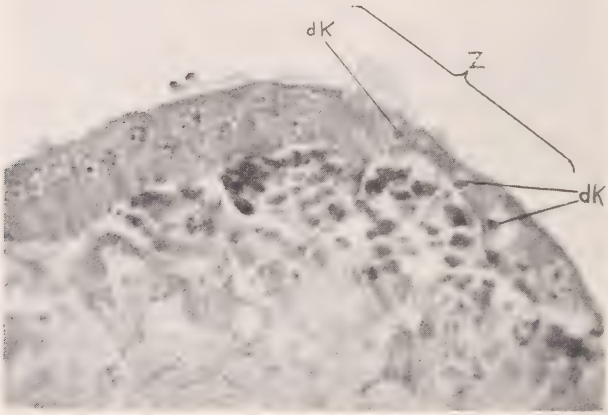


Abb. 123.

Schnitt durch ein im Alter von 12 Std. mit einer Dosis von 10 Min. bestrahltes Ei, 12 Stunden nach der Bestrahlung. Am Rand der schiffchenförmigen Keimanlage drei degenerierende Kerne (*dK*). Unmittelbar unter der bestrahlten Zone *Z* sind die Dotterkörner stark gefärbt. Färbung Delafield's Hämatoxylin.

sehen davon, dass es nicht leicht gelingt, Farbmarken auf dem Chorion bis in den Schnitt zu konservieren, könnte man sich doch nicht auf sie verlassen. Der Einhalt schrumpft nach dem Fixieren mehr als das harte Chorion und löst sich deshalb von diesem etwas ab. Es wäre sogar denkbar, dass sich das Ei in gewissen Fällen innerhalb des Chorions um seine Längsachse drehen konnte.

Die histologischen Untersuchungen sind noch nicht abgeschlossen. Bisher wurden lediglich im Blastodermstadium mit einer Dosis von 10 Minuten bestrahlte Eier fixiert. Dabei wurde als einzige, mit Sicherheit der Bestrahlung zuzuschreibende Wirkung etwa 12 Stunden nach der Bestrahlung unter Umständen eine Degeneration von einzelnen Kernen festgestellt. Es muss aber betont werden, dass in

der gleichen Bestrahlungsserie in hohem Prozentsatz durchaus keine Wirkung beobachtet werden konnte. Dies erklärt die in allen Versuchsserien aufgetretene grosse Zahl von Normaltieren. Bei diesen hat sich also die Bestrahlung gar nicht ausgewirkt (vielleicht, weil die Strahlen abreflektiert worden sind) und sie sind jedenfalls nicht als Regulationsleistungen zu deuten. Die sichtbare Degeneration der Kerne (Abb. 123) besteht darin, dass sich das Chromatin zu einem grossen stark färbbaren Klumpen zusammenballt. Das weitere Schicksal dieser pyknotischen Kerne konnte nicht mehr verfolgt werden, doch scheint es, dass in einigen Fällen später ganze Zellen vom Verband der Keimanlage losgelöst wurden und im Dotter liegen blieben.

Die Veränderungen des Plasmas nach der Bestrahlung sind schwieriger festzustellen. Es kann in der bestrahlten Zone etwas stärker färbbar sein. Dass aber die Veränderungen des Plasmas wahrscheinlich die primäre Erscheinung sind, zeigen die Bestrahlungsversuche in Keimhautblastemstadien. Durch diese Bestrahlungen konnten ganze larvale Organregionen ausgeschaltet werden. Dies beweist, dass diese Organregionen schon im Keimhautblastem, also im Plasma, festgelegt waren. In diesem Stadium konnten die Furchungskerne, die wohl noch isopotent sind (vergl. Maschlanka 1938), durch die Ultraviolettstrahlen gar nicht erreicht werden; denn es ist ja eine allgemeine Erscheinung, dass der Dotter sehr viel Ultraviolett absorbiert, sodass unsere schwachen Dosen wohl nicht eindringen konnten.

Wenn es einmal gelingen sollte, durch eine genau festgelegte Bestrahlungsweise einen ganz bestimmten Defekt mit Sicherheit zu erzeugen, dann müsste es auch möglich sein, die Entstehung dieses Defektes von Anfang an und in allen Entwicklungsphasen histologisch zu verfolgen. Mit unserer Methode aber bleibt die Erzeugung der Defekte doch immer noch mehr oder weniger dem Zufall überlassen; denn bei gleicher Bestrahlungsart können verschiedenste Defekte larvaler oder imaginaler Art und in hohem Prozentsatz normale Individuen entstehen.

Es sollte allerdings möglich sein, unserem Ziele näher zu kommen, durch Anwendung stärkerer Dosen und vielleicht auch mit Hilfe anderer, für Plasmastrukturen besser geeigneter Färbemethoden. Solche Untersuchungen sind bereits in Aussicht genommen. Einstweilen aber müssen wir uns mit den bisherigen Ergebnissen be-

gnügen, und es soll nun im Folgenden untersucht werden, wie weit die Entstehung der Defekte damit erklärbar wird.

Wir nehmen also an, dass die Wirkung in einer allmählichen Degeneration und eventuell in einem späteren Absterben der betroffenen Zellen oder Plasmateile besteht. Mit dieser Annahme erklärt sich nun ein Teil der erzeugten Defekte ohne weiteres. So vor allem alle larvalen Unterdrückungen. Dass bei den meisten Thorax- und Abdominaldefekten der ganze Körper lückenlos mit einer Haut überzogen ist, zeigt, dass die betroffenen Teile hier wohl nicht abgestorben sind, sondern dass ihnen wahrscheinlich nur weitere Wachstums- oder Entwicklungspotenzen entzogen worden sind (vergl. Abb. 43, 55, 56, 66–69). Nur bei wenigen, meist im Keimhautblastemstadium erzeugten Defekten ist an die Stelle der fehlenden Körperpartien eine Masse äusserlich undifferenzierten Gewebes getreten, oder die Stelle ist offen geblieben (vergl. Abb. 46, 48–50). In diesen Fällen müssen wir annehmen, dass die entsprechenden Teile embryonalen Plasmas zu Grunde gegangen sind.

Die larvalen Doppelbildungen sind nur dann zu erklären, wenn man annimmt, dass im Moment der Bestrahlung die Determination noch nicht abgeschlossen ist; durch die Bestrahlung wird ein Teil der präsumptiven Anlage degenerieren oder wenigstens seine weiteren Entwicklungspotenzen einbüssen. Durch dieses inaktivierte Material kann die Anlage in zwei Teile, von denen jeder noch die Fähigkeit zur Ganzbildung hat, gespalten werden. Wir haben oben gesehen, dass die Bestrahlung quantitativ sehr verschiedene Auswirkung haben kann; es kann bei gleichartiger Bestrahlung ein ganzes Organ oder nur ein kleiner Teil desselben fehlen. So ist es auch denkbar, dass nur sehr kleine Teile des Plasmas betroffen werden, die sich dann gewissermassen als isolierender Keil zwischen die Teile der Anlage schieben.

Weniger leicht erklärlich ist die Entstehung der rein imaginalen Defekte. Man kann zwar auch hier annehmen, dass bestimmte, schon im Ei angelegte rein imaginale Gewebe- oder Plasmabezirke ausgeschaltet oder geschädigt werden, dass also schon in frühen Embryonalstadien gesonderte imaginale Anlagen bestehen, die durch die Ultraviolettstrahlen selektiv getroffen werden können. Diese Imaginalanlagen könnten in kleinen Zellkomplexen, oder vielleicht auch nur in Plasmateilen einer prospektiv larvalen Zelle, bestehen.

Wir müssen nun allerdings noch eine andere Möglichkeit ins Auge fassen. Die imaginalen Anlagen könnten auch als solche noch nicht existieren. An ihrer Stelle würden die prospektiv larvalen Zellen eine Potenz zur späteren Ausbildung einer Imaginalanlage besitzen. Diese Potenz würde dann durch die Ultraviolettstrahlen geschädigt. Die Annahme einer imaginalen Potenz ist deshalb nicht ohne weiteres von der Hand zu weisen, weil gewisse Imaginalanlagen morphologisch-histologisch erst in späten Raupenstadien in Erscheinung treten, so z. B. diejenigen der Beine (vergl. Gonin 1894). Diese entstehen durch Zellteilung aus Hypodermiszellen, die sich in nichts von andern, rein larvalen Hypodermiszellen unterscheiden: sie entstehen also aus Zellen, die zuerst larvale Aufgaben zu erfüllen haben (larvale Häutungsprozesse). Erst spät in der Entwicklung werden diese Zellen, die schon eine Potenz, und zwar eine zur Bildung einer bestimmten Imaginalanlage festgelegte, „determinierte Potenz" enthalten, in imaginaler Entwicklungsrichtung umgestimmt. Dass die Annahme einer imaginalen Potenz in diesem Falle nicht zutreffend ist, kann an Hand des in Abb. 90 dargestellten Defektes nachgewiesen werden. Hier ist ein vollständiges imaginales Bein entstanden, ohne dass larvale Bein-Hypodermiszellen vorhanden waren. Es muss also hier ein Teil der imaginalen Beinanlage abgesprengt worden sein, ohne dass die larvale Beinanlage geschädigt wurde. Wir müssen also zu unserer früheren Annahme zurückkehren, dass nämlich schon in frühembryonalen Stadien neben oder in den larvalen Anlagen auch wirkliche, rein imaginale Anlagen bestehen und während dem ganzen Larvenleben bestehen bleiben.

Die in Abb. 86 dargestellte Hypertrophie eines Maxillarpalpus können wir nicht mit der oben geschilderten Wirkung der Ultraviolettstrahlen erklären. Hier muss im Gegenteil eine abnorm wachstumssteigernde Wirkung angenommen werden, bei der allerdings die Differenzierungsfähigkeit gelitten hat, indem das Endglied nur blasenförmig erweitert ist, nicht aber die zackenförmigen Fortsätze des normalen Maxillarpalpus aufweist.

b) Die Determination im Ei von *Tineola*.

Das Determinationsproblem ist schon bei der Beschreibung der verschiedenen Defekte berührt worden. Es soll hier deshalb zunächst nur ein allgemeiner Überblick gegeben werden.

Die larvalen, die rein imaginalen Defekte und ganz besonders die Doppelbildungen beweisen, dass bei *Tineola* ein larvales und ein imaginales Determinationsgeschehen nebeneinander und verhältnismässig unabhängig von einander ablaufen.

In Abb. 124 sind die wichtigsten Versuchsergebnisse zusammengestellt, und aus dieser Abbildung können wir auch unsere hauptsächlichsten Schlüsse auf das Determinationsgeschehen ziehen.

Die larvale Determination ist keineswegs, wie man früher angenommen hat, bei der Eiablage schon abgeschlossen. Schon Maschlanka (1938) hat im Keimhautblastemstadium von *Ephestia* noch eine gewisse Regulationsfähigkeit der letzten Abdominalsegmente und insbesondere der Kieferregion festgestellt. Letztere besitzt nämlich in sich noch die Fähigkeit zur Ganzbildung; denn nach verschieden tiefen Polbrennungen ist sie entweder noch vollständig vorhanden, oder ihre Bildung unterbleibt ganz.

Für *Tineola* wurde nun nachgewiesen, dass im Keimhautblastemstadium die ganze Keimanlage aus solchen, in sich noch undeterminierten Organregionen oder „Potenzbereichen" besteht. Es sind acht Organregionen vorhanden, die alle in sich noch die Fähigkeit zur Ganzbildung besitzen, nämlich jeweils beiderseits eine Vorderkopf-, eine Kiefer-, eine Thorax- und eine Abdominalregion.

Später, im Blastodermstadium, verlieren diese Organregionen ihre Ganzbildungsfähigkeit. Hingegen wurden für das Blastodermstadium immer noch Regulationsleistungen der letzten drei Abdominalsegmente und der Thoraxbeine nachgewiesen, indem diese nach der Bestrahlung im Blastodermstadium noch doppelt ausgebildet werden können. Auch wurde in diesem Stadium noch ein überzähliges Thoraxsegment erzeugt, sodass angenommen werden darf, dass auch die übrigen, also nicht nur die drei letzten Körpersegmente, noch regulationsfähig, also noch nicht fest determiniert sind.

Im Stadium der Amnionbildung kann die larvale Determination als abgeschlossen betrachtet werden, da hier keinerlei Regulationsleistungen mehr nachweisbar sind. Im Zusammenhang damit häufen sich in diesem Stadium deutlich die larvalen Unterdrückungen.

Die imaginale Determination läuft etwas später

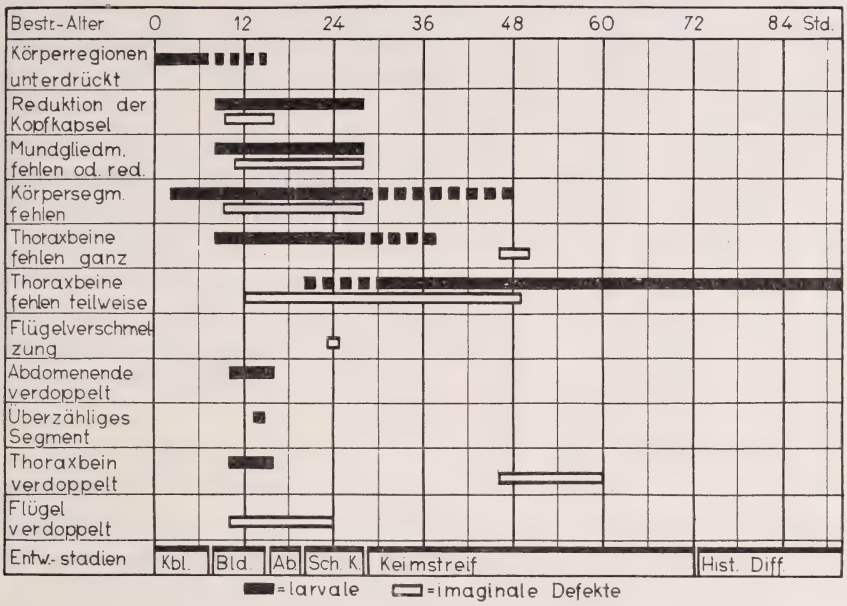


Abb. 124.

Zusammenstellung der häufigsten und interessantesten Defekte.

1) Körperregionen unterdrückt: nur larval, häufig im Keimhautblastemstadium, seltener im Blastodermstadium erzeugt.

2) Reduktion der Kopfkapsel: larval Blastoderm bis schiffchenförmige Keimanlage, imaginal Blastoderm.

3) Einzelne Mundgliedmassen fehlen oder sind reduziert: larval 8–28 Std.

4) Einseitiges oder ganzes Fehlen von Körpersegmenten: larval häufig 2–28 Std., seltener 30–48 Std.; imaginal 9–28 Std.

5) Fehlen der ganzen Thoraxbeine: larval 8–28 Std., seltener 28–38 Std.; imaginal nur 48 Std.

6) Fehlen von Teilen der Thoraxbeine: larval 28–96 Std., seltener 20–28 Std.; imaginal 12–48 Std.

7) Verschmelzung von Vorder- und Hinterflügel: imaginal 24 Std.

8) Verdoppelung des Abdomenendes: nur larval 10–15 Std.

9) Ueberzähliges Segment einseitig ausgebildet: nur larval 14 Std. Dieser Defekt könnte allerdings zum Teil als rein imaginal aufgefasst werden, sind doch das imaginale Bein und der Flügel rein imaginale Bildungen, da das Segment larval kein Bein aufwies.

10) Verdopplung von Thoraxbeinen: larval 10–16 Std., imaginal 46–60 Std.

11) Verdopplung eines Flügels: imaginal 10–24 Std., wobei auch die Mehrbildung eines Flügelchens im Prothorax berücksichtigt ist.

Kbl. = Keimhautblastem, *Bld.* = Blastoderm, *Ab.* = Amnionbildung, *Sch.K.* = schiffchenförmige Keimanlage, *Hist.Diff.* = histologische Differenzierung.

ab. In Keimhautblastemstadien konnten noch gar keine rein imaginalen Defekte erzielt werden. Möglicherweise werden hier auch die grössten imaginalen Störungen durch Regulationsleistungen behoben.

In späteren Stadien wurden Regulationsleistungen für Flügel und Beine nachgewiesen. Flügel-Mehrbildungen wurden erzielt im Blastodermstadium und im Stadium der schiffchenförmigen Keimanlage, während Bein-Doppelbildungen nach Bestrahlung in mittleren Keimstreifstadien möglich waren. Im Stadium der histologischen Differenzierung ist auch die imaginale Determination der Beine vollzogen; denn durch Bestrahlung in diesem Stadium können auch kleinste Beinteile, etwa die letzten zwei Tarsusglieder ausgeschaltet werden.

Abschiessend stellen wir also fest: imaginal ist die Determination der Flügel im Keimstreifstadium, diejenige der Beine im Stadium der histologischen Differenzierung abgeschlossen. Kurz vor Abschluss der Determination scheint ein besonders sensibles Stadium, ein kritisches Stadium durchlaufen zu werden, in dem es leicht gelingt, durch experimentellen Eingriff Doppelbildungen zu erzeugen.

Nun hat aber Bodenstein (1936–1941) durch experimentellen Eingriff, durch Transplantationen in späten Larvenstadien Doppel- und Dreifachbildungen von Imaginalbeinen bei *Phryganidia californica* erzielen können. Auf Grund dieser Resultate wurde auf eine erst in späten Larvenstadien erfolgende Determination geschlossen. Im Folgenden soll nun der Versuch gemacht werden, die Resultate Bodensteins mit unseren Ergebnissen in Einklang zu bringen. Es erscheint deshalb notwendig, die wichtigsten experimentellen Resultate Bodensteins anzuführen:

Wird einer jüngeren Raupe ein Bein bis auf das erste Glied extirpiert, so wird ein normales, etwas verkürztes Imaginalbein ausgebildet. Wird jedoch das erste Beinglied mitentfernt, so unterbleibt die Bildung des Imaginalbeins. Wenn man nun die beiden distalen Glieder eines Raupen-Vorderbeins vor der Bildung der sichtbaren Imaginalanlage (vergl. Gonin 1894) orthotop-heteronom auf den Stumpf eines Hinterbeins transplantiert, so entwickelt das Transplantat am fremden Ort seine herkunftsgemässe Beinstruktur. Es entsteht ein chimärisches Imaginalbein, dessen Coxa und Femur Hinterbein-, dessen Tibia und Tarsus Vorderbeincharakter haben.

Die präsumptiven imaginalen Beinbildungsmaterialien erstrecken sich also bei der jungen Raupe über das ganze Bein. Das erste Glied allein ist aber imstande, ein ganzes Bein zu bilden. BODENSTEIN schliesst daraus, dass das Bein in Qualität Vorder-Hinterbein determiniert ist, nicht aber in Qualität Femur-Tibia-Tarsus. Wenn man nun die beiden distalen Gliedchen des Raupenbeins um 180° gedreht auf den Stumpf transplantiert, oder die beiden Endgliedchen der linken und rechten Seite austauscht, so entstehen sehr häufig imaginale Dreifachbildungen. Bei diesen Dreifachbildungen stammt immer ein Ast vom Wirt, die beiden andern Äste aber haben den Charakter des Spenders des Transplantats. Die Verdreifachung betrifft meist den ganzen Tarsus.

BODENSTEIN erklärt diese Mehrfachbildungen (1937) wie folgt mit der „Zentrenhypothese": „Die Zentrenhypothese besagt, dass zur Zeit der Operation die Anlage in bestimmten Beziehungen noch äquipotent ist, die Teile also noch weitgehend regulationsfähig sind. Durch die Spaltung der Anlage und die Inversion der Teile zu einander ist die Harmonie der Teile nun dergestalt gestört, dass jeder der Teile, der Stumpf und der Transplantatteil, ein neues Determinationszentrum ausbildet, das bestrebt ist, sich zum Ganzen zu regulieren. Das Resultat der Bestrebungen ist beim Stumpf die Neubildung der entfernten distalen Teile, also eines Tarsus, und beim Transplantat die Neubildung von den proximal fehlenden Partien, also einer Tibia und eines Femurs. Da beide Entwicklungszentren sich berühren, könnte an der Übergangszone von einem Zentrum zum andern ein Konflikt zwischen den beiden Zentren bestehen. Dass solch ein Konflikt tatsächlich besteht, ist aus der Tatsache ersichtlich, dass Mehrfachbildungen nur auftreten bei Rotation der anfänglich einheitlichen Anlagenregionen zueinander. Das Resultat dieses Konfliktes ist, dass das Transplantatzentrum, indem es versucht, sich zu ergänzen, vom Stumpfzentrum beeinflusst wird, das versucht, seine inhärenten Entwicklungstendenzen dem Transplantatmaterial aufzudrücken und es zur Formung von Bildungen zu veranlassen, die es selbst leistet. Man kann annehmen, dass das Stumpfzentrum bei unserer Art der Operation stärker organisierende Potenzen als das Transplantatzentrum aufweist, da es materiell grösser ist. Das Stumpfzentrum wird also über das Transplantatzentrum dominieren, wenigstens in der Region, in der beide Zentren zusammenstossen, und dadurch

das Transplantatmaterial veranlassen, die gleiche Ergänzung zu bilden, als es selbst, nämlich Tarsusglieder. Auf diese Weise entsteht dann der dritte Ast unserer Dreifachbildung und es wird verständlich, dass er kein vollständiges Bein darstellt, also nicht das Resultat eines selbständigen Entwicklungszentrums ist. "

Es muss hier noch angefügt werden, dass bei den BODENSTEIN-schen Dreifachbildungen meist ein Transplantatsast ausser dem Tarsus noch zwei rudimentäre Gliedchen aufweist, die als Tibia und Femur gedeutet wurden.

Wir haben nun auf Grund unserer Resultate annehmen müssen, dass die imaginale Beinanlage schon in Embryonalstadien determiniert werde. Danach können die in Larvenstadien erzeugten Dreifachbildungen nicht Regulationsleistungen sein. Wir wissen, dass bei Schmetterlingen Regeneration vorkommt (MEISENHEIMER 1908, PAUL 1937), dass beispielsweise eine extirpierte Flügelimaginalscheibe regeneriert wird, und zwar umso vollständiger, je mehr Zeit der Raupe dazu vor der Verpuppung noch zur Verfügung steht. So wäre es auch denkbar, dass eine Beinimaginalscheibe, die allerdings morphologisch noch nicht erkennbar ist, deren Existenz aber nachgewiesen ist, durch einen der Regeneration analogen Vorgang Mehrleistungen vollbringen könnte. Unter dieser Annahme ist es möglich, die BODENSTEIN'schen Dreifachbildungen mit Hilfe der „Bruchdreifachbildungshypothese" von PRZIBRAM (1921) zu erklären.

Diese Hypothese soll kurz an Hand eines Beispiels dargelegt werden: wenn man die Extremität eines erwachsenen Amphibiums so ausschneidet, dass der Fuss nach der einen Seite überkippt, aber noch schwach an dem Stumpf anhängt, so sind durch den Schnitt zwei Wundflächen geschaffen. Auf jeder dieser Flächen wird sich nun ein Regenerat anlegen, wenn man ihre Verheilung mit einander verhindert. Auf dem Stumpf legt sich ein Regenerat an, das die fehlenden Teile des Restorgans, also den Fuss ersetzt. Der angeschnittene Fuss bildet ebenfalls einen Fuss entsprechend der Querschnittsdetermination der Wundfläche. Auf diese Weise entsteht eine Extremität mit drei Füssen. Voraussetzung für die Anwendung dieser Hypothese ist ein determinierter Organquerschnitt.

Die Schemata in Abb. 125 stellen Querschnitte durch die Raupenbeinchen dar und sollen zeigen, wie in den BODENSTEIN-

schen Versuchen die Imaginalscheiben (schraffiert, in Wirklichkeit nicht zu erkennen) von Wirt und Transplantat auf einander zu liegen kommen.

Bei normal orientierten Transplantaten, die ja keine Mehrfachbildungen ergaben, war es möglich, dass die gleich orientierten Imaginalscheiben von Wirt und Transplantat in feste Verbindung

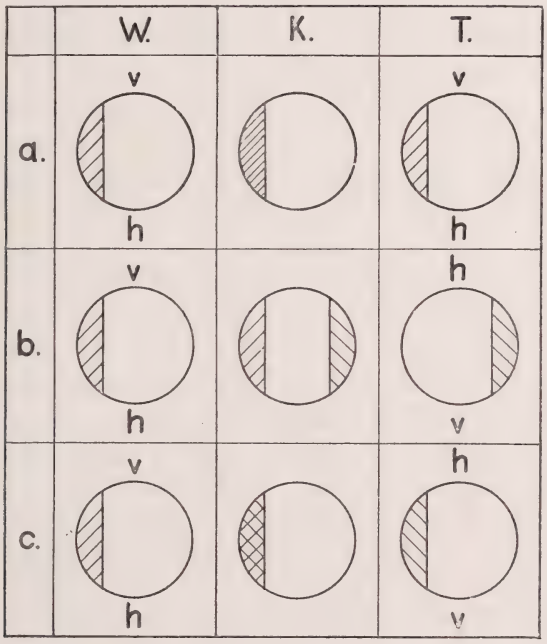


Abb. 125.

Schematische Querschnitte durch die Raupenbeinchen bei Bodenstein's Transplantationsexperimenten. Die Lage der Imaginalscheibe, die in Wirklichkeit nicht zu erkennen ist, ist durch die schraffierte Fläche angegeben. *W.* = Wirt. *T.* = Transplantat, *K.* = Kombination von Wirt und Transplantat, *v* = vorn, *h* = hinten.

a) Transplantat normal orientiert. Wirts- und Transplantatsimaginalscheibe sind gleich orientiert und können mit einander in Verbindung treten. Ergebnis: normales, nach heteronomer Transplantation chimärisches Bein.

b) Transplantat um 180° gedreht. Wirts- und Transplantatsimaginalscheibe liegen nicht aufeinander. Ergebnis: Dreifachbildung.

c) Transplantat stammt vom Bein der andern Seite (links-rechts-Austauschserie). Wirts- und Transplantatsimaginalscheibe liegen aufeinander, sind aber entgegengesetzt orientiert. Ergebnis: Dreifachbildung.

treten konnten. Das Argument von BODENSTEIN, dass das in der Links-rechts-Austauschserie, in der die Imaginalscheiben auch auf einander liegen, auch der Fall sein müsste, kann nicht in Betracht gezogen werden; denn hier sind die Imaginalscheiben umgekehrt orientiert. Deshalb ist es bei der Annahme eines determinierten Organquerschnitts unmöglich, dass die beiden Imaginalscheiben mit einander in feste Verbindung treten konnten. Die Imaginalscheibe des Wirts kann also in den Fällen *b* und *c*, ohne durch die Verbindung mit derjenigen des Transplantats gehemmt zu werden, einen vollständigen Tarsus ergänzen. Von der Bruchfläche der Transplantatsimaginalscheibe aus wird nun entsprechend der Querschnittsdetermination der Bruchfläche ein weiterer Tarsus gebildet. Auf diese Weise entsteht ein Imaginalbein mit drei Tarsi, von denen einer Wirtscharakter, die beiden andern aber den Charakter des Transplantatsspenders haben müssen. Tatsächlich ist dies bei den BODENSTEIN'schen Dreifachbildungen der Fall.

Die zwei überzähligen Gliedchen, die oft ein Transplantatsast ausbildet, könnten dadurch entstanden sein, dass bei der Transplantation etwas Tibia- und Femurmaterial mitverpflanzt wurde.

Wir sehen also, dass wir die BODENSTEIN'schen Dreifachbildungen unter Annahme eines determinierten Organquerschnitts mit einer, der Regeneration verwandten Erscheinung erklären können. Die Ergänzung ist nicht eine Regeneration, denn darunter versteht man die Ergänzung eines differenzierten Organs. Sie ist aber auch keine Regulation, denn für ihre Erklärung mussten wir einen determinierten Organquerschnitt annehmen. Wir haben es mit einer Ergänzung von d e t e r m i n i e r t e m , a b e r n o c h n i c h t d i f f e r e n z i e r t e m M a t e r i a l zu tun. Wir könnten diese Erscheinung als eine P o s t r e g u l a t i o n bezeichnen.

Anhangsweise sei hier noch erwähnt, dass es HOGE (1915) auch bei *Drosophila* (allerdings bei einer dazu prädisponierten Mutation) gelungen ist, durch experimentellen Eingriff im Larvenstadium imaginale Dreifachbildungen zu erzielen. Für *Drosophila* wurde aber auch von BODENSTEIN (1941) durch fragmentweise Transplantation von Beinimaginalscheiben nachgewiesen, dass die imaginale Determination der Beine schon in Embryonalstadien abgeschlossen wird. HOGE hat nämlich eine Mutation von *Drosophila* isoliert, bei der es möglich war, durch Kältewirkung während der Larvenperiode, in sehr vielen Fällen (bei langer Kälteeinwirkung bis zu 100%)

Doppel- und hauptsächlich Dreifachbildungen der Imaginalbeine zu erzeugen. Diese Mehrfachbildungen wurden schon von Przibram (1921) als Regenerationsleistungen gedeutet und mit der Bruchdreifachbildungshypothese erklärt.

* * *

Unsere Versuche erlauben uns nun auch, die Stellung der Lepidopteren in der in der Einleitung erwähnten Stufenreihe vom regulativen zum nicht-regulativen Eitypus einer Revision zu unterziehen. Diese Stufenreihe berücksichtigt nur das larvale Determinationsgeschehen.

Wir haben festgestellt, dass die Lepidopteren, auch rein larval, nicht mehr zum Mosaiktypus gerechnet werden dürfen, da noch bis im Blastodermstadium weitgehende Regulationsleistungen vollbracht werden können. Die Lepidopteren sind wohl eher als Übergangsform zu betrachten und als solche in die Nähe der Coleopteren zu stellen. Wie schon in der Einleitung erwähnt, ist es Ewest 1937 gelungen, durch Abtöten von 30% der Eilänge am Hinterpol des Eies von *Tenebrio* eine normale, harmonisch verkleinerte Larve, eine typische Zwergbildung zu erzeugen. Dies gelang aber nur während der kritischen Phase im Stadium der vollendeten Keimanlage. In Keimhautblastemstadien wurde für Coleopteren keine Regulationsfähigkeit nachgewiesen.

Nun haben gewisse Bestrahlungsversuche, die hauptsächlich zur Erkennung der histologischen Veränderungen nach der Bestrahlung durchgeführt wurden, gezeigt, dass es möglich ist, den Keim von *Tineola* im Stadium der vollendeten Keimanlage (Stadium der Amnionbildung) der Länge nach in zwei Teile zu spalten. Diese Eier sind im Stadium der schiffchenförmigen Keimanlage fixiert worden. Die histologische Untersuchung ergab zwei verkleinerte, in ihrer Gesamtform aber ziemlich normal ausgebildete, neben einander liegende Schiffchen (vergl. Abb. 126). Es liess sich aber in diesem Stadium nicht mit Bestimmtheit feststellen, ob es sich wirklich um zwei vollständige Keimanlagen oder nur um eine Längsspaltung, bei der sich die Schnittränder nachträglich in den Dotter eingesenkt haben, handelte, ob es also eine echte Zwillingsbildung oder nur eine Aufspaltung des schon determinierten Materials war.

Die Vermutung liegt aber nahe, dass es sich um eine echte

Doppelbildung handelte, doch bedürfen diese Untersuchungen noch einer Bestätigung; mindestens sollten solche Zwillinge bis zum Keimstreifstadium gezüchtet werden können, in dem dann an Hand der Beine mit Sicherheit festgestellt werden könnte, ob tatsächlich Zwillinge vorliegen.

Sollten sich nun diese vorläufigen Resultate bestätigen, so würde

Abb. 126.

Vermutliche Zwillingsbildung. Querschnitt durch ein Ei im Alter von 28 Std: Bei der Bestrahlung mit einer Dosis von 10 Min. im Alter von 16 Std. verlief der Spalt längs über die Ventralseite. Unser Bild zeigt einen Querschnitt durch die hintere Region der beiden schiffchenförmigen Keimanlagen.

sich daraus ergeben, dass auch für *Tineola* das Stadium der vollendeten Keimanlage von besonderer Bedeutung im Determinationsgeschehen wäre und den Charakter einer kritischen Phase haben würde, in der mehr Regulationsleistungen zu erzielen sind als vorher. Hieraus würde sich dann eine interessante Analogie zu den Ergebnissen von Ewest an Coleopteren ergeben. Dann müssten

allerdings die Lepidopteren in der Stufenreihe der Determinationstypen noch weiter gegen den regulativen Typ verschoben werden. Allein wir wollen nicht durch unbestätigte Vermutungen den weiteren bereits geplanten Untersuchungen vorgreifen.

* * *

In bezug auf das imaginale Determinationsgeschehen finden wir eine weitgehende Übereinstimmung mit demjenigen von *Drosophila* (Geigy 1931 *b*), indem auch hier die imaginale Determination noch in Embryonalstadien, von der larvalen Determination gesondert und später als diese abläuft. Das larvale und das imaginale Determinationsgeschehen laufen im Ei von *Tineola* etwas später ab als in demjenigen von *Drosophila*.

Es müsste interessant sein, nun auch Vertreter anderer Insektenordnungen in bezug auf ihre imaginale Determination zu untersuchen, um festzustellen, in welcher Weise sich der Unterschied zwischen Hemimetabolen und Holometabolen in Beziehung auf das Determinationsgeschehen und dessen Doppelnatur äussert; denn die von Geigy (1931 *b*) ausgesprochene Vermutung, dass ein prinzipieller Unterschied bestehe zwischen dem Determinationsgeschehen der hemi- und der holometabolen Insekten, nämlich: kontinuierlicher Ablauf der determinierenden Reaktionsfolge bei den Hemimetabola; Sonderung in larvale und imaginale Determination bei den Holometabola, kann nur bestätigt werden, wenn auch entsprechende Untersuchungen an hemimetabolen Insekten durchgeführt werden.

VIII. ZUSAMMENFASSUNG

1. Durch ultraviolette Eibestrahlung ist es gelungen, bei *Tineola biselliella* rein larvale, larvo-imaginale und rein imaginale Defekte zu erzeugen. Dadurch ist die Existenz spezifisch imaginaler Anlagen im Ei eines Schmetterlings nachgewiesen.

2. Es wurde eine Bestrahlungsmethode ausgearbeitet, mit Hilfe derer genau abgegrenzte Zonen von 1/10 Eilänge auf einer bestimmten Seite des Eies bestrahlt werden konnten. In der Breite konnte

bei der verwendeten Apparatur keine Einschränkung der Bestrahlungsfläche erzielt werden.

3. Die Embryologie, die Larvenentwicklung, die Metamorphose und die Morphologie der Imago werden geschildert, da ohne die Kenntnis derselben die Analyse der Defekte unmöglich ist.

4. Die Untersuchungen über die Empfindlichkeit der verschiedenen Embryonalstadien gegenüber Ultraviolett ergaben drei Empfindlichkeitsmaxima im Alter von 9–10 Stunden (Einwandern der Furchungskerne ins Keimhautblastem), 16 Stunden (Amnionbildung) und 48 Stunden (mittleres Keimstreifstadium). Im Alter von 8–24 Stunden verschiebt sich eine Zone erhöhter Empfindlichkeit gegenüber Ultraviolett im Ei von vorn nach hinten.

5. Im Keimhautblastemstadium wurden larvale Organregionen nachgewiesen, die als solche determiniert sind, in sich aber noch die Fähigkeit zur Ganzbildung besitzen.

6. Im Blastodermstadium wurden larval Doppelbildungen der Abdomenendsegmente und der Thoraxbeine erhalten. Imaginal wurden bereits Regulationsleistungen der Flügel nachgewiesen.

7. Im Stadium der Amnionbildung (vollendete Keimanlage) ist die larvale Determination abgeschlossen. Im Zusammenhang damit wurden viele Unterdrückungen erzielt. Auch rein imaginal traten in diesem Stadium nur Unterdrückungen auf.

8. Im Stadium der schiffchenförmigen Keimanlage wurden larval noch Unterdrückungen, besonders von Körpersegmenten erzeugt. Imaginal wurden auch in diesem Stadium noch Regulationsleistungen der Flügel nachgewiesen.

9. Nach Bestrahlung in Keimstreifstadien entstanden larval wie imaginal fast nur noch Beindefekte, da die embryonalen Beine in diesem Stadium den Ultraviolettstrahlen am meisten ausgesetzt sind. Imaginal konnten drei Beinverdopplungen erzielt werden. Die Determination der Flügel scheint in diesem Stadium bereits abgeschlossen zu sein.

10. Im Stadium der histologischen Differenzierung ist auch die Determination der imaginalen Beine abgeschlossen. Die wichtigsten Defekte sind übersichtsweise in Abb. 124 zusammengestellt worden.

11. Auf Grund der durch lokalisierte Bestrahlungen erzielten Defekte liess sich ein approximatives Anlagemuster in Blastoderm- und Keimanlagestadien rekonstruieren. Die präsumptive Keimanlage hat im Alter von 8 Stunden eine Ausdehnung von 54% der Eilänge. Sie dehnt sich im Alter von 10 Stunden auf eine Länge von 67% aus, um sich dann nochmals vorübergehend auf 50% zusammenzuziehen. Sodann erfolgt ein kontinuierliches Längenwachstum.

12. Es hat sich gezeigt, dass auch bei *Tineola* eine gesonderte imaginale Determination abläuft, die etwas später als die larvale, aber immer noch in verhältnismässig jungen Embryonalstadien ihren Abschluss findet.

IX. LITERATURVERZEICHNIS

1935. Bodenstein, D. *Beintransplantationen an Lepidopterenraupen. III. Zur Analyse der Entwicklungspotenzen der Schmetterlingsbeine.* Arch. Entw.mech., 133.

1936. —— *Das Determinationsgeschehen bei Insekten mit Ausschluss der frühembryonalen Entwicklung.* Ergebn. Biol., 13.

1937. —— *Beintransplantationen an Lepidopterenraupen. IV. Zur Analyse experimentell erzeugter Bein-Mehrfachbildungen.* Arch. Entw.mech., 136.

1941. —— *Investigations on the problem of metamorphosis. VIII. Studies on leg determination in insects.* J. exp. Zool., 87.

1938. DuBois, A.-M. *La détermination de l'ébauche embryonnaire chez Sialis lutaria L. (Megaloptera).* Rev. suisse Zool., 45.

1937. Ewest, A. *Struktur und erste Differenzierung im Ei des Mehlkäfers Tenebrio molitor.* Arch. Entw.mech., 135.

1931*a*. Geigy, R. *Action de l'ultra-violet sur le pôle germinal dans l'œuf de Drosophila melanogaster (castration et mutabilité).* Rev. suisse Zool., 38.

1931*b*. —— *Erzeugung rein imaginaler Defekte durch ultraviolette Eibestrahlung bei Drosophila melanogaster.* Arch. Entw.mech., 125.

1941. —— *Die Metamorphose als Folge gewebsspezifischer Determination.* Rev. suisse Zool., 48.

1942. Geigy, R. und Lüscher, M. *Imaginale Bein-Doppelbildungen nach Ultraviolett-Bestrahlung von Schmetterlingseiern (Tineola biselliella Hum.).* Rev. suisse Zool., 49.

1940. —— und Zinkernagel, R. *Beobachtungen beim Aufbau einer technischen Grosszucht der Kleidermotte (Tineola biselliella).* Mitt. Schweiz. ent. Ges., 18.

1894. Gonin, J. *Recherches sur la métamorphose des Lépidoptères.* Bull. Soc. vaudoise Sc. nat., 30.

1908. Hegner, R. W. *Effects of removing the germ-cell determinants from the eggs of some Chrysomelid beetles.* Biol. Bull. Wood's Hole, 16.

1911. —— *Experiments with Chrysomelid beetles.* J. Morphol., 20.

1915. Hoge, M. A. *The influence of temperature on the development of a Mendelian character.* J. exp. Zool., 18.

1936. Howland, R. B. und Sonnenblick, B. P. *Experimental studies on the development in Drosophila melanogaster.* II. *Regulation in the early egg.* J. exp. Zool., 73.

1934. Krause, G. *Analyse erster Differenzierungsprozesse im Keim der Gewächshausheuschrecke durch künstlich erzeugte Zwillings-, Doppel- und Mehrfachbildungen.* Arch. Entw.mech., 132.

1939. —— *Die Eitypen der Insekten.* Biol. Zbl., 59.

1940. Lotmar, R. *Das Mitteldarmepithel der Raupe von Tineola biselliella (Kleidermotte), insbesondere sein Verhalten während den Häutungen.* Anhang: *Tineola biselliella als Wirtstier einer Mikrosporidie (Gattung Nosema ?).* Mitt. Schweiz. ent. Ges.,18.

1941. —— *Über eine Mikrosporidieninfektion (Gattung Nosema) bei der Kleidermotte Tineola biselliella.* Mitt. Schweiz. ent. Ges., 18.

1938. Maschlanka, H. *Entwicklungsphysiologische Untersuchungen am Ei der Mehlmotte, Ephestia kuehniella.* Arch. Entw.mech., 137.

1908. Meisenheimer, J. *Über Flügelregeneration bei Schmetterlingen.* Zool. Anz., 33.

1938. Müller, K. *Histologische Untersuchungen über den Entwicklungsbeginn bei einem Kleinschmetterling (Plodia interpunctella).* Z. wiss. Zool., 151.

1937. Paul, H. *Transplantation und Regeneration der Flügel zur Untersuchung ihrer Formbildung bei einem Schmetterling mit Geschlechtsdimorphismus Orgyia antiqua L.* Arch. Entw.mech.,136.

1927. Pauli, M. E. *Die Entwicklung geschnürter und zentrifugierter Eier von Calliphora erythrocephala und Musca domestica.* Z. wiss. Zool., 129.

1921. Pezibram, H. *Die Bruchdreifachbildung im Tierreiche.* Arch. Entw.mech., 125.

1925. Reith, F. *Die Entwicklung des Musca-Eies nach Ausschaltung verschiedener Eibereiche.* Z. wiss. Zool., 126.

1931. —— *Versuche über die Determination der Keimesanlage bei Camponotus ligniperda.* Z. wiss. Zool., 139.

1934. Schnetter, M. *Physiologische Untersuchungen über das Differenzierungszentrum in der Embryonalentwicklung der Honigbiene.* Arch. Entw.mech., 131.

1931. Sehl, A. *Furchung und Bildung der Keimanlage bei der Mehlmotte, Ephestia kuehniella.* Z. Morphol. Ökol., 20.

1924. Seidel, F. *Die Geschlechtsorgane in der embryonalen Entwicklung von Pyrrhocoris apterus.* Z. Morphol. Ökol., 1.

1932. —— *Die Potenzen der Furchungskerne im Libellenei und ihre Rolle bei der Aktivierung des Bildungszentrums.* Arch. Entw.-mech., 126.

1934. —— *Das Differenzierungszentrum im Libellenkeim.* I. *Die dynamischen Voraussetzungen der Determination und Regulation.* Arch. Entw.mech., 131.

1935. —— *Der Anlagenplan im Libellenei, zugleich eine Untersuchung über die allgemeinen Bedingungen für defekte Entwicklung und Regulation bei dotterreichen Eiern.* Arch. Entw.mech., 132.

1936. —— *Entwicklungsphysiologie des Insektenkeims.* Verh. Dtsch. Zool. Ges., 38.

1940. ——, Bock, E. und Krause, G. *Die Organisation des Insekteneies.* Naturw. Berlin, 28.

1938. Seitz, E. O. *Messungen an Höhensonnen.* „Das Licht", 8.

1939. —— *Messungen an Höhensonnen.* „Das Licht", 9.

1922. Titschack, E. *Beiträge zu einer Monographie der Kleidermotte, Tineola biselliella.* Z. techn. Biol., 10.

1912. Tschachotin, S. *Die mikroskopische Strahlenstichmethode.* Biol. Zbl., 33.

Tome 51, nº 29 — Décembre 1944

Monographie der schweizerischen Vitrinidæ. *(Moll. Pulm.)*

von

Lothar FORCART

Naturhistorisches Museum Basel.

Mit 11 Textfiguren und Tafel 2.

INHALTSVERZEICHNIS

Einleitung 630

Geschichtlicher Überblick über die Systematik der Vitriniden . 631

Die Genitalorgane 633

Abkürzungen 635

Bestimmungstabellen:

a) Conchyologische Bestimmungstabelle 636
b) Bestimmungstabelle nach den Genitalorganen 637

Spezieller Teil 638
Genus *Vitrina* Drap. 638
Vitrina pellucida (Müll.) 639
Genus *Eucobresia* Baker 641
Eucobresia diaphana (Drap.) 641
Eucobresia nivalis (Dum. u. Mort.) 644
Eucobresia pegorarii (Poll.) 648
Genus *Phenacolimax* Stabile 651
Phenacolimax major (Fér.) 652
Genus *Insulivitrina* Hesse 654
Insulivitrina glacialis (Forbes) 654
Genus *Oligolimax* Fischer 658
Oligolimax annularis (Stud.) 658

Genus *Vitrinobrachium* Künkel 660
Vitrinobrachium breve (Fér.) 661
Genus *Semilimax* Agassiz 663
Semilimax semilimax (Fér.) 664
Semilimax kotulae (Wstld.) 666

Zoogeographie der in der Schweiz vorkommenden Vitrinen-Gattungen 669

Zur Phylogenie der Vitriniden 671

Literaturverzeichnis 673

Alphabetisches Namensverzeichnis 676

EINLEITUNG

Durch die weitgehende Schalenreduktion weisen die Schalen der Vitrinen nur wenige Unterscheidungsmerkmale auf, so dass die Bestimmung der verschiedenen Arten und ihre systematische Einordnung nach conchyologischen Merkmalen schwierig ist. Deshalb stellten F. Wiegmann, H. Simroth und P. Hesse eine, auf dem Bau der Genitalorgane begründete, Systematik der Vitriniden auf. Da diese Autoren die Schalen der von ihnen anatomisch untersuchten Tiere nicht oder nur ungenügend beschrieben, ist deren Identifizierung mit den, früher nach conchyologischen Merkmalen beschriebenen, Arten erschwert. Dies betrifft vor allem die nur wenig bekannten Hochgebirgsarten.

Um dieser Unsicherheit abzuhelfen, sammelte ich auf zahlreichen Exkursionen ein umfangreiches Material, wobei ich von meiner Frau tatkräftig unterstützt wurde. *Eucobresia nivalis* (Dum. u. Mort.), *Insulivitrina glacialis* (Forbes) und *Oligolimax annularis* (Stud.) wurden an ihren Originalfundorten gesammelt. Von *Insulivitrina glacialis* erhielt ich von Herrn Dr. W. Küenzi aus dem Naturhistorischen Museum in Bern Paratypoide. Da das mir zur Verfügung stehende Material an *Phenacolimax major* (Drap.) ungenügend war, erhielt ich weitere Exemplare von Herrn Dr. G. Mermod aus dem Naturhistorischen Museum in Genf.

Um die Bestimmung der einheimischen Vitrinen zu erleichtern wurden Bestimmungstabellen nach conchyologischen und anatomischen Merkmalen zusammengestellt und die Schalen aller schweizerischen Arten auf einer Tafel abgebildet.

Die Zeichnungen der Habitusbilder und der Genitalorgane, sowie die Retouchen der photographischen Schalenbilder wurden, in verdankenswerter Weise, von Herrn O. Garraux ausgeführt.

GESCHICHTLICHER ÜBERBLICK ÜBER DIE SYSTEMATIK DER VITRINIDEN

Die erste Vitrinide wurde von O. F. Müller 1774 (S. 15—17) als *Helix pellucida* beschrieben. Sie wurde von ihrem Autor in das Genus *Helix*, das damals noch fast alle beschalten Landpulmonaten umfasste, gestellt.

Die erste generische Abtrennung von *Helix* unternahm J. P. R. Draparnaud 1801 (S. 33 und 98), der für *Helix pellucida* Müll. das Genus *Vitrina* begründete.

A. Moquin-Tandon 1855 (Bd. 2, S. 45) unterteilte das Genus *Vitrina* auf Grund von Schalenmerkmalen in zwei Gruppen:

I. *Hyalina*. — Coquille à bord columellaire aplati.
V. semilimax, *V. diaphana* und *V. pyrenaica*.

II. *Helicolimax*. — Coquille à bord columellaire non aplati.
V. major, *V. pellucida* und *V. annularis*.

J. Stabile 1859 übernahm die Unterteilung von Moquin-Tandon 1855, nur ersetzte er den Namen *Hyalina* durch *Semilimax* und den Namen *Helicolimax* durch *Phenacolimax*.

P. Fischer in Paulucci 1878 (S. 24) stellte für die, mit *Vitrina annularis* (Stud.) nah verwandte, *Vitrina paulucciae* Fischer ein drittes Subgenus *Oligolimax* auf.

F. Wiegmann 1886 (S. 83) unterteilte die Vitrinen erstmals auf Grund des Baues ihrer Genitalorgane, ohne jedoch seine Gruppen zu benennen. Er gab folgende Unterteilung:

Die weibliche Genitaldrüse (= Begattungsarm) fehlt.
V. pellucida, *V. major*, *V. nivalis* und *V. alpina*.

Die weibliche Genitaldrüse vorhanden,
a) ihr hinterer Teil mit der Vagina verwachsen.
V. ruivensis und *V. lamarcki.*
b) ihr hinterer Teil frei.
V. diaphana, *V. elongata* und *V. brevis.*

Welche Art von Wiegmann als *V. diaphana* betrachtet wurde, ist nicht feststellbar. Die echte *V. diaphana* Drap. hat keinen Begattungsarm.

H. Simroth 1890 übernahm die Wiegmann'sche Unterteilung, die er weiter ausbaute. Er unterteilte die Gattung *Vitrina* in die folgenden Gruppen:

A. Vitrinen mit einfachsten Genitalien. *V. pellucida*, etc.
B. Vitrinen mit Drüsenabschnitt am Penis. V. *diaphana*, etc.
C. Vitrinen mit Drüsenabschnitt des Penis und Pfeilsack. *V. elongata*, etc.
D. Vitrinen mit Übertragung des Pfeilsacks auf den Eileiter. *V. major*, *V. lamarcki*, etc.

H. v. Ihering 1892 (S. 401) betrachtete die Vitrinen mit Bezug auf ihre Stellung zu den höheren systematischen Kategorien. Er vereinigte sie mit den Zonitiden zu einer Familie, die er in zwei Sektionen, eine mit haplogenem Genitalapparat (ohne Liebesdolch) und eine mit xiphogenem Genitalapparat (mit Liebesdolch) unterteilte. Die Vitriniden der Simroth'schen Gruppe C stellte er zu der letzteren Sektion und begründete für sie das Genus *Vitrinopugio.* Wie Künkel 1929 und 1933 nachwies, ist das Anhangorgan von *Semilimax semilimax* Drap. und *Vitrinobrachium breve* (Fér.) morphologisch und physiologisch nicht dem Reizorgan von *Zonitoides* gleichzusetzen, sondern bildet einen beweglichen Arm, der bei der Kopulation als Haftorgan funktioniert.

P. Hesse 1923 legte seiner Unterteilung der *Vitrinidae* diejenige von Simroth 1890 zu Grunde. Er kam zu folgender Einteilung:

Genus *Phenacolimax* Stab. Genotypus: *H. pellucida* Müll.
Subgenus *Phenacolimax* s. str. (= Gruppe A von Simroth).
Subgenus *Semilimax* Stab. Genotypus: *V. diaphana* Drap. (= Gruppe B von Simroth).
Subgenus *Oligolimax* Fisch. Genotypus: *V. paulucciae* Fisch.
Subgenus *Gallandia* Bgt. Genotypus: *V. conoidea* Mart.
Genus *Vitrina* Drap. Genotypus: *Helicol. major* Fér. (= Gruppe D von Simroth, partim).

Genus *Vitrinopugio* Iher. Genotypus: *V. elongata* Drap.
Subgenus *Vitrinopugio* s. str. (= Gruppe C von SIMROTH).
Subgenus *Targonia* Hesse. Genotypus: *V. bonelli* Targ.
Genus *Insulivitrina* Hesse. Genotypus: *V. lamarcki* Fér. (= Gruppe D von SIMROTH, partim).

H. B. BAKER 1929 revidierte die Nomenklatur der von HESSE 1923 aufgestellten Gruppen. Er vereinigte den ganzen Komplex wieder zu einem Genus, indem er die Genera von HESSE als Subgenera und die Subgenera als Sectios bezeichnete:

Genus *Vitrina* Drap. Genotypus: *H. pellucida* Müll.
Subgenus *Vitrina* s. str.
Sectio *Vitrina* s. str.
Sectio *Eucobresia* Baker. Genotypus: *V. diaphana* Drap.
Sectio *Oligolimax* Fisch. Genotypus: *V. paullucciae* Fisch.
Sectio *Gallandia* Bgt. Genotypus: *V. conoidea* Mart.
Subgenus *Phenacolimax* Stab. Genotypus: *H. major* Fér.
Subgenus *Semilimax* Gray. Genotypus: *H. semilimax* Fér.
Sectio *Semilimax* s. str.
Sectio *Tozzetia* Hesse. Genotypus: *V. bonetti* Targ.
Subgenus *Insulivitrina* Hesse. Genotypus: *Helicolim. lamarcki* Fér.

In der vorliegenden Arbeit wird die Baker'sche Unterteilung mit einigen geringfügigen Modifikationen übernommen. In Anbetracht der grossen morphologischen Unterschiede der Genitalorgane der einzelnen Gruppen, werden dieselben als selbständige Genera aufgestellt. Diese Trennung wird auch durch die Tatsache berechtigt, dass die Phylogenese der Vitriniden, wie später ausgeführt wird, unbekannt ist und polyphyletische Abstammung der einzelnen Genera nicht ausgeschlossen ist.

DIE GENITALORGANE

Die Zwitterdrüse (Glandula hermaphrodita) ist meist klein und mehr oder weniger kompakt.

Der Zwittergang (Ductus hermaphroditus) ist gestreckt oder nur wenig gewunden. Er mündet in die, bei einzelnen Arten gross entwickelten Samen- oder Befruchtungstasche (Vesicula seminis). Bei zahlreichen Arten ist sie vollständig in die Eiweissdrüse eingebettet.

Die Eiweissdrüse (Glandula albuminifera) ist bei einzelnen Gattungen kompakt, bei anderen traubig zusammengesetzt. Sie ist meist verhältnismässig klein.

Der Ovispermiduct ist bei allen Arten stark entwickelt, bei einzelnen Arten eng gefaltet.

Der freie Eileiter zwischen dem Ovispermiduct und der Einmündung des Receptaculum seminis in den Eileiter, heisst Uterus (auch Uterushals genannt). Der Eileiter zwischen der Einmündung des Receptaculum seminis und dem Atrium wird Vagina benannt. Mündet das Receptaculum seminis in das Atrium, heisst der ganze Eileiter zwischen Ovispermiduct und Atrium Uterus. Bei einigen Gattungen münden der Uterus und der Ausführgang des Receptaculum seminis in einer Papille in den oberen Teil der Vagina. Ich benenne dieselbe Vaginalpapille. Bei der Gattung *Insulivitrina* ist die Vaginalpapille fingerförmig verlängert und wird bei der Kopulation errektiert.

Der Penis ist bei allen Arten ein einfacher, ausstülpbarer Sack, an dessen Innenwände sich Drüsenwülste befinden. Es ist kein Epiphallus, der in einer Penispapille endigt vorhanden. Dies hängt mit der Art der Samenübertragung zusammen, die bei den Vitrinen in einem Spermaballen, der mittels des Sekretes der Peniswanddrüsen gebildet wird, und nicht in einem Spermatophor, der im Epiphallus entsteht, erfolgt. Bei der Gattung *Phenacolimax* befindet sich im hinteren Penisteil ein errektierbares Anhangorgan.

Das Vas deferens mündet seitlich oder distal in den Penis.

Der Musculus retractor penis, der nur bei *Semilimax semilimax* (Fér.) fehlt, inseriert distal am Penis.

Bei den Gattungen *Semilimax* und *Vitrinobrachium* ist ein Anhangorgan vorhanden, welches in das Atrium mündet. Nach den Untersuchungen von Künkel 1929 und 1933 an *Vitrinobrachium breve* und *Semilimax semilimax*, handelt es sich bei diesem Organ um einen ausstülpbaren Arm, der in einem Saugnapf endigt. Letzterer ist bei *Semilimax semilimax* chitinisiert. Er hat die Funktion sich während der Kopulation am Partner festzusaugen. Bei *Vitrinobrachium breve*, das ohne Immissio des Penis kopuliert, wird der Spermaballen am Begattungsarm des Partners befestigt. Nach der Rückstülpung des Begattungsarmes wird der Spermaballen von demselben in das Receptaculum seminis befördert.

SIMROTH 1885 (S. 7) betrachtete den chitinisierten Saugnapf des Begattungsarmes als primitiven Pfeil, den er als homolog mit dem Pfeil der Heliciden betrachtete. WIEGMANN 1886 (S. 79) stellte fest, dass der Begattungsarm, den er weibliche Genitaldrüse nannte, weder mit dem Pfeil der Heliciden, noch mit dem Liebesdolch der Zonitiden (im Sinne SEMPERS 1870) homolog ist. IHERING 1892 (S. 399) stellte, trotz der oben erwähnten Darlegungen von WIEGMANN, folgenden Satz auf: „Ihnen (den Zonitiden) schliessen sich nach WIEGMANN eine grössere Anzahl von Vitrinen-Arten an, worauf für einige derselben schon SEMPER hinwies. Es geht aus WIEGMANN's Beschreibung klar die Identität mit dem Liebesdolch der Zonitiden hervor." Erst durch die minutiösen Untersuchungen von KÜNKEL 1929 und 1933 wurde nicht nur die genaue Morphologie, sondern auch die Funktion des Begattungsarmes bekannt. Seine Untersuchungen bestätigten die Ansicht von WIEGMANN 1886, dass diese Anhangorgane den Vitrinen eigentümliche Organe sind, die nicht mit Anhangorganen anderer Pulmonatengruppen homolog sind. Er benannte dieses Anhangorgan B e g a t t u n g s a r m (Brachium copulatorium).

ABKÜRZUNGEN

1. *Für Sammlungen:*

Mus. Basel = Naturhistorisches Museum, Basel.
Mus. Basel, leg. L.F. = vom Verfasser gesammelte Exemplare.
Mus. Bern = Naturhistorisches Museum, Bern.
Mus. Genf = Naturhistorisches Museum, Genf.

2. *Bei den Abbildungen:*

Atr. = Atrium.
B. = Bursa des Receptaculum seminis.
Dh. = Zwittergang.
Gl. = Eiweissdrüse.
Ovsp. = Ovispermiduct.
P. = Penis.
Ped. = Stiel des Receptaculum seminis.
Pw. = Drüsenwülste des Penis.
R. = Penisretractor.
Ut. = Uterus. (Abb. 9: Mt. sollte Ut heissen.)
Vag. = Vagina.
Vagp. = Vaginalpapille.
Vd. = Vas deferens.

BESTIMMUNGSTABELLEN

a) Conchyologische Bestimmungstabelle

Mit dieser Bestimmungstabelle können nur Schalen ausgewachsener Vitrinen der in der Schweiz vorkommenden Arten bestimmt werden. Jugendschalen können nur durch Vergleich mit ausgewachsenen Schalen bestimmt werden. Bei *Eucobresia pegorarii* (Poll.) und *Insulivitrina glacialis* (Forb.), deren Schalen nur geringfügig verschieden sind, werden sichere Unterscheidungsmerkmale am Mantel angegeben.

1. Die Columella ist so weit geschwungen, dass von der Schalenunterseite durch die Mündung alle Umgänge sichtbar sind (Taf. 2, Fig. 3, 11 u. 12) 2
— Durch die Mündung ist nur ein Teil des vorletzten Umganges sichtbar (Taf. 2, Fig. 1, 2, 4—10) 4

2. Die Schale hat mehr als zwei Umgänge
Eucobresia diaphana (Drap.), S. 641
— Die Schale hat weniger als zwei Umgänge 3

3. Alle Umgänge sind unten unbeschalt (Taf. 2, Fig. 12)
Semilimax kotulae (Wstld.), S. 666
— Das Embryonalgewinde ist unten beschalt (Taf. 2, Fig. 11)
Semilimax semilimax (Fér.), S. 664

4. Die Schalenmündung ist gerundet 5
— Die Mündungsbreite ist grösser als die Mündungshöhe . . 6

5. Das Embryonalgewinde und die Schale sind rippenstreifig
Oligolimax annularis (Stud.), S. 658
— Das Embryonalgewinde ist glatt mit feinen, vertieften Punkten, das übrige Gewinde ist glatt oder schwach gerunzelt
Vitrina pellucida (Müll.), S. 639

6. Die Schale hat mindestens drei Umgänge
Phenacolimax major (Fér.), S. 652
— Die Schale hat weniger als drei Umgänge 7

7. Die Schale hat höchstens zwei Umgänge
Vitrinobrachium breve (Fér.), S. 661
— Die Schale hat mehr als zwei Umgänge 8

8. Der Apex ist über die übrige Schale erhoben
Eucobresia nivalis (Dum. u. Mort.), S. 644
— Der Apex ist flach, nicht über die übrige Schale erhoben . 9

9. Der Aussenrand der Mündung ist vor der Insertion schwach geschweift (Taf. 2, Fig. 5). Am Mantel ist die vordere Begrenzung des Pneumostomschlitzes oben fingerförmig vorgezogen (Abb. 5, S. 650)
Eucobresia pegorarii (Poll.) S. 648
— Der Aussenrand der Mündung ist vor der Insertion einfach gewölbt (Taf. 2, Fig. 7). Das Pneumostom ist einfach schlitzförmig (Abb. 7, S. 655)
Insulivitrina glacialis (Forb.), S. 654

b) Bestimmungstabelle nach den Genitalorganen

Die in dieser Tabelle verwendeten Fachausdrücke wurden in dem vorstehenden Abschnitt „Genitalorgane" erklärt.

1. Am oberen, erweiterten Teil der Vagina befindet sich eine äussere, lappige Drüse
Phenacolimax major (Fér.), S. 652
— An der Vagina befindet sich keine äussere Drüse 2

2. In das Atrium mündet ausser dem Penis und der Vagina ein Begattungsarm 3
— Es ist kein Begattungsarm vorhanden 5

3. Die Vagina ist länger als der Uterus
Semilimax semilimax (Fér.), S. 664
— Die Vagina fehlt, oder ist kürzer als der Uterus 4

4. Der Begattungsarm ist in der Ruhelage äusserlich ungegliedert, er enthält einen grossen errektierbaren Saugnapf
Vitrinobrachium breve (Fér.), S. 661
— In der Ruhelage ist der Begattungsarm in zwei deutliche Abschnitte gegliedert
Semilimax kotulae (Wstld.) S. 666

5. Das Receptaculum seminis mündet in das Atrium
Vitrina pellucida (Müll.), S. 639
— Das Receptaculum seminis mündet in die Vagina 6

6. Das Receptaculum seminis hat keinen von der Bursa deutlich abgesetzten Stiel, es ist birnförmig
Oligolimax annularis (Stud.), S. 658
— Das Receptaculum seminis hat einen deutlich von der Bursa abgesetzten Stiel 7

7. Der Penis ist mehr als doppelt so lang wie sein Durchmesser 8
— Der Penis ist kurz, gedrungen, weniger als doppelt so lang wie sein Durchmesser 9

8. Der Penis ist länger als Vagina + Uterus
Eucobresia diaphana (Drap.), S. 641
— Der Penis ist kürzer als Vagina + Uterus
Eucobresia pegorarii (Poll.), S. 648

9. Der Penis ist hinten zugespitzt. Die Vaginalpapille ist gross, fingerförmig *Insulivitrina glacialis* (Forb.), S. 654
— Der Penis ist hinten gerundet. Die Vaginalpapille ist klein, halbkugelig *Eucobresia nivalis* (Dum. u. Mort.), S. 644

SPEZIELLER TEIL

In dem speziellen Teil wird nur von *Eucobresia nivalis* (Dum. u. Mort.), *Eucobresia pegorarii* (Poll.) und *Insulivitrina glacialis* (Forbes) ein vollständiges Verzeichnis der aus der Schweiz bekannten Fundorte angegeben. Für die anderen Arten verweise ich auf die Zusammenstellung in Mermod 1930.

Genus Vitrina Draparnaud.

Vitrina Draparnaud, 1801 (an IX), S. 33 u. 98. Monotypus: *Vitrina pellucida* Müller, 1774.

Helico-limax Férussac, 1801, S. 390. Monotypus: *Helix pellucida* Müller, 1774.

Phenacolimax Hesse, 1923, S. 82 (non Stabile, 1859). Genotypus: *V. pellucida* (= *Helix pellucida* Müller, 1774). Typenwahl: Hesse 1923, S. 82.

Zur Synonymie: Hesse 1923 (S. 82) schrieb zur Typenbestimmung des Genus *Vitrina*: „Als Typus von Draparnauds Genus *Vitrina* gilt die von ihm irrtümlich für *V. pellucida* Müll. gehaltene Art, die später von Férussac *V. major*, von Cuvier *V. drapar-*

naldi genannt wurde; der Gruppe Ba (= Gruppe von *V. major*) muss also der Name *Vitrina* Drap. verbleiben." BAKER 1929 machte darauf aufmerksam, dass als Typus von *Vitrina*, trotzdem die von Draparnaud beschriebene *V. pellucida* mit der später beschriebenen *Helicolimax major* Fér. identisch ist, die in der Synonymie erwähnte *Helix pellucida* Müller, 1774, zu gelten hat. Diese Streitfrage wurde von PILSBRY und BAKER der Internationalen Kommission für zoologische Nomenklatur vorgelegt, die in „Opinion 119" entschied, dass das Genus *Vitrina* Draparnaud mit dem Genotypus *Helix pellucida* Müller in die „Official List of Generic Names" aufzunehmen sei.

Helico-limax Férussac, 1801 (6. November) wurde nach *Vitrina* Draparnaud, 1801 (14. Juli), publiziert.

Diagnose: Genitalorgane ohne errektierbare Anhangorgane. Das Receptaculum seminis mündet in die Vagina.

Mantel schwach entwickelt mit kleinem Schalenlappen.

Schale kugelig mit drei bis vier Umgängen.

Vitrina pellucida (Müller).

Helix pellucida Müller, 1774, S. 15.
Vitrina alpina Stenz, in GREDLER 1856, S. 38.
Phenacolimax (Phenacolimax) pellucidus Müll., in MERMOD 1930, S. 94—96.
Phenacolimax (Phenacolimax) pellucidus Müll. var. *alpinus* Stenz, in MERMOD 1930, S. 96.

Terra typica: „agri Fridrichsdalensis, seu Daniae", MÜLLER 1774 (S. 215).

Zur Synonymie: *V. alpina* Stenz ist die Hochgebirgsform von *V. pellucida*, die sich durch eine kleinere Schale und durch weniger Umgänge unterscheidet. Sie gleicht unausgewachsenen Exemplaren von tieferen Lagen. Die beiden Extreme sind durch zahlreiche Übergänge verbunden und lassen sich voneinander nicht abgrenzen. Anatomisch sind beide übereinstimmend. Es handelt sich um eine durch das Hochgebirgsklima bedingte oekologische Variante, deren Beziehungen zu den Vorkommen in tieferen Lagen noch eingehender Untersuchungen bedarf.

Anatomie: Eine genaue Darstellung der gesamten Anatomie von *Vitrina pellucida* (Müll.) wurde durch ECKHARD 1914 gegeben. LOHMANDER 1938 (S. 24—31, Abb. 4—8) gab eine ver-

gleichende Beschreibung von *Vitrina pellucida angelicae* Moll. von Island und Grönland und von *Vitrina pellucida pellucida* (Müll.) aus Skandinavien, die er mit Abbildungen der Genitalausführgänge belegte. Der Vergleich der Genitalorgane von Exemplaren verschiedener schweizerischer Fundorte mit den Abbildungen von skandinavischen Exemplaren ergab keinerlei Differenzen.

Die Genitalorgane sind einfach gebaut. Der Uterus ist kurz und mündet direkt in das langgestreckte Atrium. Das Receptaculum seminis mündet mit dem, gegen die Ausmündung zu etwas erweiterten, Stiel in das Atrium. Der Penis ist schlank. Das Vas deferens ist am Penis von der Basis bis zur Spitze, wo es einmündet, angeheftet. Der Penisretractor setzt distal am Penis an.

Eckhard 1914 (S. 344—346) gibt eine Beschreibung der Kopulation, bei welcher ein gegenseitiger Immissio des Penis stattfindet.

Germain 1930 (S. 128, Fig. 77) gibt eine vollständig abweichende Darstellung der Genitalorgane, bei welchen das Receptaculum seminis in eine lange Vagina einmündet und der Penis keinen Retractor besitzt. Da Germain über die Herkunft der von ihm untersuchten Vitrinen keine Angabe macht, ist eine Nachprüfung erschwert; doch ist anzunehmen, dass ihm eine andere Art vorlag.

Mantel: Der Mantel ist schmal und hat einen kleinen Schalenlappen.

Schale: Die kugelige Schale hat 2¾ bis 3½ Umgänge. Der Apex ist halbkugelig erhoben. Die Schale ist ungenabelt. Die Umgänge nehmen regelmässig an Breite zu, der letzte ist gegen die Mündung zu nur wenig verbreitert. Sie sind gewölbt und durch eine schwach vertiefte Naht getrennt. Die Schalenoberfläche ist glatt oder schwach gerunzelt und stark glänzend. Die Mündung ist gerundet. Am Mündungsunterrand befindet sich ein schmaler Conchyolinstreifen (Taf. 2, Fig. 1 u. 2).

Allgemeine Verbreitung: *V. pellucida* ist in ganz Europa, mit Ausnahme der südlichen Teile der Mittelmeerländer, verbreitet. In Island, Grönland und Nordamerika wird sie durch nah verwandte Rassen vertreten.

Verbreitung in der Schweiz: *V. pellucida* ist über das ganze Gebiet der Schweiz verbreitet, sie ist jedoch in den Gebirgen viel häufiger als in den niederen Lagen. Sie hat die dichteste Verbreitung in den Höhenlagen zwischen 1000 und 2000 m ü. M. Die höchsten Fundorte befinden sich bis zu 3000 m ü. M.

Biotop: *V. pellucida* bewohnt meist trockene, mit Rasen oder Gesträuch bestandene Hänge, an welchen Steinblöcke oder Steinhaufen ihr Schlupfwinkel bieten, die sie gegen Austrocknung schützen.

Lebensweise: Wie TAYLOR 1914 (S. 6) mitteilte, ernährt sich *V. pellucida* nicht nur von pflanzlichen Substraten, sondern ausnahmsweise auch von toten Regenwürmern und andern Tierkadavern.

Die Lebensdauer beträgt in tieferen Lagen 12—15 Monate. Das Wachstum wird wahrscheinlich nicht abgeschlossen, sondern dauert bis zum Absterben weiter. Die Jungen verlassen im Frühjahr die Eier und wachsen während der Sommermonate sehr langsam und können daher auch nur schwierig gefunden werden. Nach der zwischen September und Februar stattfindenden Eiablage sterben die Tiere.

In Gebirgslagen über 2000 m ü. M. werden auch im Hochsommer Tiere mit ausgebildeten Genitalorganen gefunden, was darauf schliessen lässt, dass der Lebenszyklus gegenüber demjenigen der Tiere von tieferen Lagen abgeändert ist und die Schnecken mehrjährig sind.

Genus EUCOBRESIA Baker.

Semilimax Hesse, 1923, S. 86 (non *Semilimax* Agassiz, 1845). Genotypus: *Vitrina diaphana* Draparnaud, 1805. Typenwahl: BAKER 1929, S. 139.
Eucobresia Baker, 1929, S. 139. Nom. nov. pro *Semilimax* Hesse, 1923.

Diagnose: Genitalorgane ohne errektierbare Anhangorgane. Das Receptaculum seminis mündet mit dem Uterus in einer kleinen Vaginalpapille in die Vagina. Der Ommatophorenretractor kreuzt zwischen dem Penis und der Vagina.

Mantel gross mit stark entwickeltem Mantellappen.

Schale mit 2—$2^2/_3$ Umgängen, der letzte gegen die Mündung erweitert.

Eucobresia diaphana (Draparnaud).

Vitrina diaphana Draparnaud, 1805, S. 120, Taf. 8, Fig. 38, 39.
Phenacolimax (Semilimax) diaphanus Drap., in MERMOD 1930, S. 97.

Terra typica: Frankreich (ohne nähere Fundortsangabe).

Anatomie: Eckhardt 1914 gab eine eingehende Beschreibung der Anatomie aller Organe.

An den Genitalorganen fällt der, gegenüber den anderen Teilen mächtig entwickelte Penis auf. In seinem Innern enthält er einen, seiner ganzen Länge entlang verlaufenden Drüsenwulst. Das Vas deferens inseriert seitlich, ungefähr in der Mitte der Penislänge. Der Penisretractor befindet sich am distalen Ende. Der Uterus ist länger als die Vagina. Das Receptaculum seminis hat einen langen Stiel. Die Befruchtungstasche ist nicht in die Eiweissdrüse eingebettet. Gerhardt 1936 (S. 433—436) teilte mit, dass bei der Kopulation ein gegenseitiger Immissio des Penis stattfindet. (Abb. 2)

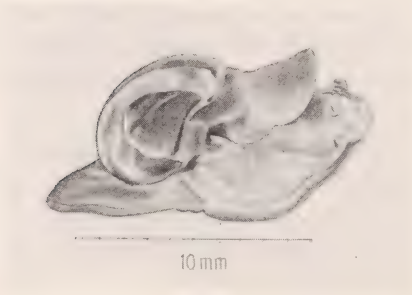


Abb. 1.
Eucobresia diaphana (Drap.). Kanton Waadt, Alp Anzeindaz, 2000 m ü. M.
Alkoholpräparat Mus. Basel 375 *bh*, leg. L. F. 24.9.1943.

Mantel: Der Mantel ist breit und hat einen grossen Schalenlappen, der die innern Umgänge der Schale verdeckt. Das Pneumostom ist schlitzförmig, von seinem oberen Ende verläuft eine Mantelfurche zum Rücken. (Abb. 1)

Körperfärbung: Die Grundfarbe ist hellgrau. Der Kopf und der Schwanz sind dunkelgrau. Die Flanken sind sehr hell grau, fast weisslich. Die Sohle ist schmutzigweiss, an den Rändern dunkel- grau. Der Mantel ist dunkelgrau mit wolkiger Zeichnung.

Schale: Die innern Umgänge sind sehr klein, der letzte Umgang ist gegen die Mündung zu stark verbreitert. Die Schale hat 2½—2¾ Umgänge. Die Schalenoberfläche ist fast ganz flach, die Naht ist nur wenig vertieft. Die Schalenunterseite ist stark gewölbt. Die Schale ist stark glänzend, grünlich durchsichtig. Die Columella ist so weit geschwungen, dass durch die Mündung ein Durchblick durch alle Umgänge möglich ist. Die Mündung ist breit oval, am Mündungsunterrand befindet sich ein breiter Conchyolinsaum (Taf. 2, Fig. 3).

Allgemeine Verbreitung: Das Verbreitungszen-

trum liegt in den Alpen. Das Verbreitungsgebiet erstreckt sich im Westen bis Frankreich, ohne dessen Westküste zu erreichen, im Norden bis zu den mitteldeutschen Gebirgen, im Osten bis zu den Karpathen und im Süden bis zum Südabfall der Alpen.

Verbreitung in der Schweiz: *Eucobr. diaphana*

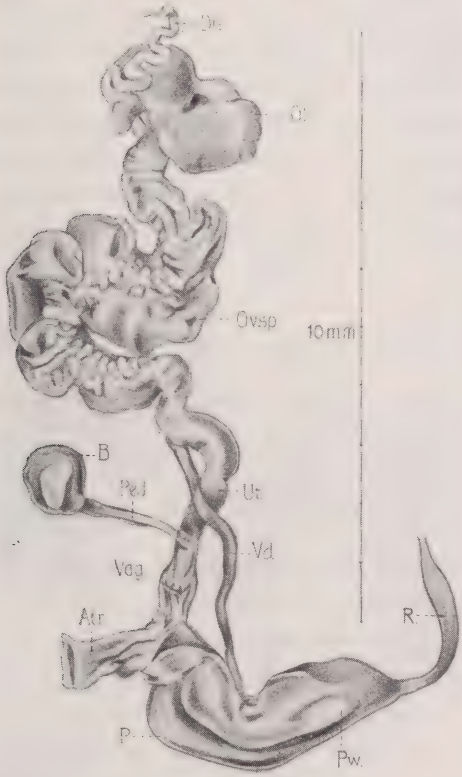


Abb. 2.
Genitalorgane von *Eucobresia diaphana* (Drap.).
Kanton Waadt, Alp Anzeindaz, 2000 m ü. M.
Kanadabalsampräparat 172 Mus. Basel 375 *bh*, leg. L. F. 24.9.1943. Abkürzungen S. 635.

fehlt nur den tieferen Lagen der schweizerischen Südtäler, in welchen sie nur in den obersten Talabschnitten gefunden wurde.

Die grösste Verbreitungsdichte hat sie in den Höhenlagen zwischen 1000 und 2000 m ü. M. Über 2000 m ist sie selten, die

meisten diesbezüglichen Literaturangaben beziehen sich wahrscheinlich auf Funde von *Eucobr. nivalis*, *pegorarii* oder *Insulivitrina glacialis*.

Biotop: *Eucobr. diaphana* und *V. Pellucida* kommen im allgemeinen an ähnlichen Lokalitäten vor, und werden oft gemeinschaftlich gefunden. In niederen Lagen zieht *Eucobr. diaphana* schattigere Stellen vor und wird häufig in Wäldern gefunden.

Lebensweise: Über die Lebensweise von *Eucobr. diaphana* sind nur wenige Angaben bekannt. Exemplare mit voll entwickelten Genitalien werden nur in den Herbst- und Wintermonaten gefunden. Bei meinen Excursionen nach der Alp Anzeindaz bei Bex (Kanton Waadt), 2000 m ü. M., fand ich Anfangs August nur juvenile Tiere und Ende September Exemplare deren Receptaculum seminis Samenpackete enthielt, was zeigt, dass sie schon kopulierten.

Eucobresia nivalis (Dumont und Mortillet).

Vitrina nivalis Charp., Dumont u. Mortillet, 1852, S. 209.
Vitrina Charpentieri Stabile, 1859, S. 419 (partim).
V. draparnaldi, var. *alpina* Koch, in Simroth 1890, S. 15 ?
Phenacolimax (Semilimax) alpinus Koch, in Hesse 1923, S. 92 (partim).
Phenacolimax (Semilimax) alpinus Koch, in Mermod 1930, S. 92 (partim).
Vitrinopugio nivalis (Charp.) Dumont et Mortillet, in Mermod 1930, S. 104.

Terra typica: „Anzindaz, au-dessus de Bex (de Charpentier)" (= Alp Anzeindaz) Dumont und Mortillet 1852 (S. 210).

Zur Synonymie: *Vitrina nivalis* wurde von Charpentier, der die Art unter diesem Namen versandte, als Sammlungsname verwendet, jedoch nicht publiziert. Dumont und Mortillet 1852 (S. 209) publizierten die Art auf Grund von Schalen, die sie von Charpentier erhielten.

Stabile 1859 (S. 419) publizierte *Vitrina charpentieri* mit folgender Synonymie:

Vitrina glacialis ? Forbes; in Jard. ann. 1837.
Vitrina glacialis Forbes; Charpentier (olim), in specim.
Vitrina nivalis Charpentier; in specim. (postea).
Vitrina nivalis, et *glacialis* aliquor. auct.

Aus dieser Synonymie, wie aus dem Text (S. 421) geht hervor, dass CHARPENTIER die Art zuerst als *Vitrina glacialis* Forbes und erst später als *Vitrina nivalis* Charp. versandte. Da bei Anzeindaz, wie ich bei meinen dortigen Nachforschungen feststellte, neben *Eucobr. nivalis* auch *Insulivitrina glacialis* vorkommt, ist es möglich, dass CHARPENTIER die beiden Arten nicht auseinander hielt.

V. draparnaldi var. *alpina* Koch, in SIMROTH 1890 (S. 15) wurde folgendermassen beschrieben: „*V. draparnaldi*, var. *alpina* Koch, von Montreux (Senckenb. Museum), war insofern höchst merkwürdig, als sie dem Äusseren, vor allem der Schale nach, ohne weiteres zu *V. draparnaldi* s. *major* s. *elliptica* zu stellen war, den Genitalien nach aber ebenso zweifellos zu *diaphana* gehörte.“ Diese Beschreibung lässt darauf schliessen, dass SIMROTH ein Exemplar von *Eucobr. nivalis* vorlag, das wahrscheinlich nicht von Montreux selbst, sondern von einem der umgebenden Berge stammte.

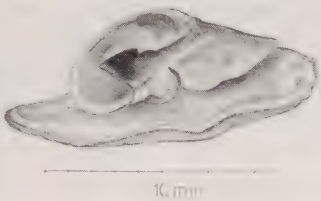


ABB. 3.

Eucobresia nivalis (Dum. u. Mort.). Kanton Waadt, Alp Anzeindaz, 2000 m ü. M.

Alkoholpräparat Mus. Basel 378 *v*, leg. L. F. 24.9.1943.

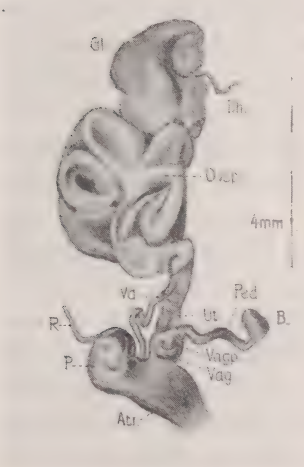


ABB. 4.

Genitalorgane von *Eucobresia nivalis* (Dum. u. Mort.). Kanton Waadt, Alp Anzeindaz, 2000 m ü. M.

Kanadabalsampräparat 169. Mus. Basel 378 *v*, leg. L. F. 24.9.1943. Abkürzungen S. 635

Die Abbildung der Genitalorgane von *Phen. alpinus* in HESSE 1923 (Taf. 1, Fig. 5) hingegen, die nach einer Zeichnung, die WIEGMANN nach einem Tier von Sigriswil am Thunersee anfertigte, reproduziert wurde, weist auf eine noch nicht voll entwickelte *Eucobr. diaphana*.

Anatomie: Nach Exemplaren, die am 24. September 1943

bei der Alp Anzeindaz bei Bex (Kanton Waadt) gesammelt wurden (Abb. 4).

Der Ommatophorenretractor kreuzt zwischen Penis und Vagina.

Der Zwittergang mündet seitlich in die Eiweissdrüse, in welche die Befruchtungstasche eingebettet ist. Der Ovispermiduct ist verhältnismässig kurz und weit gefaltet. Der Uterus ist schlank und viel länger als die sehr kurze Vagina. Das Receptaculum seminis hat eine kleine, distal etwas verjüngte Bursa und einen langen Stiel. Natürlich gelagert ist der Stiel an den Uterus angeheftet und die Bursa in eine Falte des Ovispermiducts eingebettet. Bei jungen Tieren ist die Bursa nur wenig weiter als der Stiel. Der Uterus und das Receptaculum seminis münden in einer kleinen, halbkreisförmigen Papille in den oberen Teil der Vagina. Das Vas deferens mündet in die Mitte des Penis seitlich ein. Der Penis ist viel kleiner wie bei *Eucobr. diaphana*; bei jungen Exemplaren ist er gestreckt, bei adulten Tieren bei der Einmündung des Vas deferens eingebuchtet. Der Retractormuskel inseriert distal. Das, von dunkelm Bindegewebe umgebene Atrium ist bei jungen Tieren schlank, bei adulten distal erweitert.

Die von Simroth 1890 (S. 18, Taf. 2, Fig. 3) als *Vitrina nivalis* beschriebene Art ist nicht mit der typischen *Eucobr. nivalis* identisch. Die von Simroth untersuchten Vitrinen wurden am Geisberg und bei Gurgl in Tirol gesammelt. Es handelt sich um eine *Semilimax semilimax* nah stehende Art mit einem Begattungsarm. Die Identität der Art kann nicht festgestellt werden, da Simroth keine Beschreibung der Schale gab.

Hesse 1923 (S. 109—111, Taf. 2, Fig. 15) veröffentlichte unter dem Namen *Vitrinopugio nivalis* anatomische Untersuchungen, die Wiegmann an zwei Vitrinen von Obergurgl in Nordtirol durchführte. Wiegmann erhielt beide Tiere ohne Schalen. Die Genitalorgane des einen Exemplares stimmen, bis auf das gestielte Receptaculum seminis, mit der von Simroth 1890 als *Vitrina nivalis* untersuchten Art überein. Bei dem anderen Exemplar stellte Wiegmann keinen Begattungsarm sondern eine Vaginalpapille fest. Hesse 1923 nahm an, dass es sich bei beiden Exemplaren um die gleiche Art handle, und dass bei dem letzteren die Geschlechtsdrüse (= Begattungsarm) eingestülpt sei. Dies ist nicht möglich, denn wenn der Begattungsarm eingestülpt wird, befindet er sich, bevor er aus der Geschlechtsöffnung austritt, in dem Atrium und nicht

in der Vagina. Wahrscheinlich handelt es sich bei diesem Exemplar um *Insulivitrina glacialis*, wie auch bei den erwähnten Tieren von der Seiseralp in Südtirol, von der Franzenshöhe am Stilfser Joch und vom Piz Padella bei Samaden.

Die anatomischen Angaben, die sich auf die richtige *Eucobr. nivalis* beziehen, wurden von allen Autoren unter anderen Namen publiziert. Sie wurden in der Synonymie angeführt.

Der Mantel: Der Mantel ist schwächer wie bei *Eucobr. diaphana* entwickelt. Der Mantellappen reicht nicht so weit nach vorne und der Schalenlappen ist kleiner. (Abb. 3)

Die Schale: Die Schale ist eiförmig mit schwach erhobenem Apex. Sie hat $2^2/_3$ Umgänge, die durch eine schwach vertiefte Naht getrennt sind. Der letzte Umgang ist gegen die Mündung stark verbreitert und seine Oberfläche ist weniger gewölbt als diejenige der inneren Umgänge. Die Schalenoberfläche ist glänzend und sehr schwach gerunzelt. Die Schalenmündung ist breit oval. Der Unterrand der Mündung hat einen schmalen Conchyolinstreifen.

Die Schalen von *Eucobr. nivalis* unterscheiden sich von denjenigen von *Eucobr. diaphana* durch die enger aufgewundene Spindel, die keinen Durchblick durch die Schalenachse ermöglicht, durch die stärkere Wölbung des Apex und durch den gegen die Mündung zu weniger stark erweiterten letzten Umgang (Taf. 2, Fig. 4).

Schalenmasse: Nach Schalen von geschlechtsreifen Tieren von der Alp Anzeindaz (Kanton Waadt): Grösster Durchmesser 5,2 mm, kleinster Durchmesser 3,8 mm, Schalenhöhe 2,5 mm, Mündungsdurchmesser 3,6 mm, Mündungshöhe 3 mm. Anzahl der Umgänge $2^2/_3$.

Allgemeine Verbreitung: Das Verbreitungsgebiet von *Eucobr. nivalis* erstreckt sich über die Alpenkette zwischen den Waadtländer- und Grajischen Alpen im Westen bis zu den hohen Tauern im Osten. Die meisten Fundorte liegen oberhalb der Baumgrenze in Höhenlagen zwischen 2000 und 2500 m ü. M.

Der niedrigst gelegene Fundort, den ich feststellte, liegt am Lej di Cavlocc bei Maloja, 1890 m ü. M. Der höchst gelegene Fundort befindet sich, nach Piaget 1913 (S. 453), bei der Cabane de Saleinaz im Val Ferret (Kanton Wallis), 2700 m ü. M.

Fundorte:

Schweiz. Kanton Waadt: Alp Anzeindaz bei Bex, 1900—2000 m ü. M. (Mus. Basel 378 *a*, leg. Dr. J. Charpentier 1846; 378 *u* u. *v*, leg.

L. F. 13.8.43 u. 24.9.43). Kanton Wallis: Riffelalp bei Zermatt, 2200 m ü. M. (Mus. Basel 378 *z*, leg. L. F. 9.8.43). Kanton Bern: Bei der Station Eigergletscher der Jungfraubahn, 2300 m ü. M. (Mus. Basel 378 *q*, leg. L. F. 26.7.43). Osthang des Männlichen, 2280 m ü. M. (Mus. Basel 378 *r*, leg. L. F. 30.7.43). Weg von Grindelwald zum Faulhorn beim Bachsee, 2280 m ü. M. (Mus. Basel 378 *s*, leg. L. F., 3.8.43). Kanton Tessin: Alp Piora über Airolo, 2100 m ü. M. (Mus. Basel 378 *b*, leg. Dr. F. Sarasin 1901). Val Tremola am Gotthard, ca. 1900 m ü. M. (Mus. Basel 378 *c*, leg. Dr. L. Eder 7.8.10). Kanton Graubünden: Schanfigg: Tschiertschen-Gürgaletsch (Mus. Basel 378 *k*, leg. Dr. G. Bollinger 1911). Davosertal: Höhenweg am Schiahorn, 2300 m ü. M. (Mus. Basel 378 *f*, leg. L. F. 30.7.32). Hauptertäli beim Weissfluhjoch (Mus. Basel 378 *l*, leg. L.F. 5.9.35). Hinterrheintal: Piz Vizan, 2400 m ü. M. (Mus. Basel 378 *h*, leg. L. F. 22-8-28). Areuetal beim Passo Vignone, 2160 u. 2310 m ü. M. (Mus. Basel 378 *n* u. *g*, leg. L. F. 7.8.26). Stallerberg im Averserrheintal, 2500 m ü. M. (Mus. Basel 378 *o*, leg. L. F. 14.9.26). Engadin: Val Cluoza im Nationalpark, 2600 m ü. M. (Mus. Basel 378 *e*, leg. Dr. E. Bütikofer 1918). Bergell: beim Lej di Cavlocc, 1890 m ü. M. (Mus. Basel 378 *m* leg. L. F. 28.9.27). Bei der Fornohütte, 2580 m ü. M. (Mus. Basel 378 *x*, leg. L. F. 28.9.28).

Italien. Provinz Sondrio: Val San Giacomo beim alten Hospiz der Splügenstrasse, 2050 m ü. M. (Mus. Basel 378 *w*, leg. L. F. 21.9.26).

Kärnten: Weg vom Grossglocknerhaus zur Franz Joseph-Hütte, 2200—2400 m ü. M. (Mus. Basel 378 *p*, leg. L. F. 7.7.29).

Biotop: Fast alle Fundorte liegen oberhalb der Baumgrenze auf mit Rasen bewachsenen Berghängen, auf welchen Steinblöcke der Schnecke Schutz gegen die Sonnenstrahlung bieten.

Lebensweise: Wahrscheinlich ist *Eucobr. nivalis* einjährig, da alle von mir im Hochsommer gesammelten Exemplare noch nicht geschlechtsreif waren. Erst auf einer, speziell zur Erlangung von geschlechtsreifen Tieren unternommenen Excursion nach der Alp Anzeindaz gelang es, solche am 24. September 1943 zu finden. Bei den anatomisch untersuchten Exemplaren enthielten die Samenblasen keine Samenpackete, so dass angenommen werden muss, dass die Kopulation später stattfindet.

Eucobresia pegorarii (Pollonera).

Vitrina pegorarii Pollonera, 1884, S. 424, Taf. 10, Fig. 23—26 u. 43—45.
Vitrina (Semilimax) diaphana Drap., in Piaget 1913, S. 455 (partim). Taf. 14, Fig. 3—4.
Phenacolimax (Semilimax) kochi Andreae, in Forcart 1930, S. 543.
Semilimax nivalis Dumont u. Mortillet, in Ehrmann 1933, S. 101, Abb. 68.

Terra typica: „... sulla riva destra della Dora presso Aosta a circa 2000 m di altitudine...", Pollonera 1884 (S. 424).

Zur Synonymie: Obwohl *Vitr. pegorarii* Poll. eine der am besten beschriebenen Vitrinen ist, wurde sie von keinem Autor richtig wiedererkannt. Mich auf die Arbeit von Hesse 1923 (S.89—92, Taf. 1, Fig. 1—4) stützend, identifizierte ich diese Art mit *Vitrina kochi* Andreae. Ob die erstmals von Clessin 1887 (S. 60—61) mit *Vitrina kochi* Andr. identifizierte Art von Patschkau (Schlesien) mit *Eucobr. pegorarii* identisch ist, kann ohne Vergleichsmaterial nicht festgestellt werden. Auf jeden Fall ist die von Hesse 1923 (Taf. 1, Fig. 1—3) als *Vitr. kochi* abgebildete Schale nicht mit der von Andreae 1884 (S. 52 u. Taf. 1, Fig. 60 u. 63) abgebildeten Art aus den Diluvialsanden von Hangenbieten (Unter-Elsass) identisch. Erstere hat 2½, die letztere nur 1¾ Umgänge. Die beiden abgebildeten Arten unterscheiden sich auch durch ihre allgemeine Form. Die von Hesse abgebildete Schale unterscheidet sich von den Schalen von *Eucobr. pegorarii* durch die stärker gewölbten inneren Umgänge. Die Abbildung des Penis durch Hesse 1923 (Taf. 1, Fig. 4) ist weitgehend mit dem Penis der von mir untersuchten Exemplare von *Eucobr. pegorarii* übereinstimmend. Sollten weitere Untersuchungen die Identität der schlesischen Art mit der alpinen *Eucobr. pegorarii* feststellen, so müsste sie diesen Namen tragen, da sie auf jeden Fall mit *Vitr. kochi* Andreae nicht identisch ist.

Anatomie: Pollonera 1884 (S. 413—417, Taf. 10, Fig. 43—45) beschrieb die Mandibel, die Radula und die Genitalorgane. Ich ergänze seine Mitteilungen durch Untersuchungen an Exemplaren, die ich am Riffelberg (Kanton Wallis) sammelte.

Der Zwittergang mündet basal in die Eiweissdrüse. Der Ovispermiduct ist langgestreckt. Der Uterushals ist schlank und viel länger als die dickere Vagina. Das Receptaculum seminis ist meist viel kürzer als bei *Eucobr. diaphana* und *nivalis* gestielt, doch beobachtete ich auch einzelne Exemplare mit lang gestielter Bursa. Das den Stiel umgebende Bindegewebe ist oft dunkel gefärbt. Der Uterus und der Stiel des Receptaculum seminis münden in einer halbkugeligen Papille in den oberen Teil der Vagina. Das Vas deferens ist an der Basis des Penis durch einen ringförmig um den Penis verlaufenden Bindegewebestreifen mit demselben verbunden. Es mündet endständig neben dem Retractormuskel in den Penis.

Der Penis hat in seinem hinteren Teil einen Schwellkörper. Das Atrium ist lang und schlank. (Abb. 6)

Mantel und Tier: Der Mantel ist ähnlich wie bei *Eucobr. diaphana*, nur ist der Schalenlappen etwas schwächer ausgebildet. Die vordere Begrenzung des Pneumostomschlitzes ist oben fingerförmig vorgezogen. Vom Oberrand des Schlitzes führt eine Mantelrinne zum Rücken. (Abb. 5)

Abb. 5.

Eucobresia pegorarii (Poll.). Kanton Wallis, Riffelberg, 2600 m ü. M.

Alkoholpräparat Mus. Basel 4683 *d*, leg. L. F. 11.8.1943.

Schale: Der Schalenumriss ist oval. Die inneren Umgänge sind klein, der letzte Umgang ist gegen die Mündung zu stark erweitert. Der Apex ist kaum erhoben, so dass die Schale fast ganz flach ist. Die Umgänge sind durch eine kaum vertiefte Naht getrennt, und unten stark gewölbt. Die Schale ist gelblich hornfarben, stark glänzend und schwach radial gerunzelt. Das Embryonalgewinde besteht aus 1¾ Umgängen, es unterscheidet sich durch die milchige Trübung von den übrigen Umgängen. Die Spindel ist so eng aufgewunden, dass durch die Mündung nur der vorletzte Umgang sichtbar ist. Die Mündung ist breit oval. Am Unterrand der Mündung befindet sich ein schmaler Conchyolinstreifen. (Taf. 2, Fig. 5).

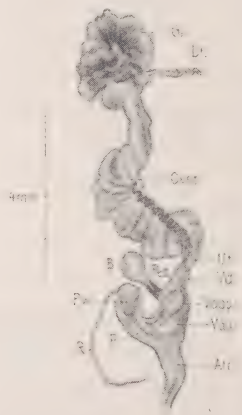


Abb. 6.

Genitalorgane von *Eucobresia pegorarii* (Poll.). Kanton Wallis, Riffelberg, 2600 m ü. M.

Kanadabalsampräparat 173. Mus. Basel 4683 *d*, leg. L. F. 11.8.1943. Abkürzungen S. 635.

Schalenmasse: Nach Exemplaren vom Riffelberg (Kanton Wallis). Grösster Durchmesser 6 mm, kleinster Durchmesser 4,3 mm, Schalenhöhe 2,5 mm, Mündungsdurchmesser 4,2 mm, Mündungshöhe 3 mm und Anzahl der Umgänge 2½.

Allgemeine Verbreitung: Sichere Fundortsnachweise besitzen wir nur aus den Grajischen-, Walliser und Rhätischen Alpen. Sehr wahrscheinlich ist auch die Art, deren Genitalorgane WAGNER 1914 (Taf. 14, Fig. 124) als *Vitr. charpentieri* Stab. vom Schneeberg (Niederösterreich) abbildete, mit *Eucobr. pegorarii* identisch, so dass sich deren Verbreitungsgebiet über fast das ganze Alpengebiet erstreckt.

Eucobr. pegorarii ist eine hochalpine Art, deren Hauptverbreitung in dem Höhengürtel zwischen 2400 und 3000 m ü. M. liegt.

Fundorte: Von den folgenden Fundorten lagen mir Belegexemplare vor:

Kanton Wallis: Riffelberg bei Zermatt, 2600—2900 m ü. M. Zahlreiche Fundorte der hier häufigen Art. (Mus. Basel 4683 *a—d*, leg. L. F. 8.—11.7.1943).

Kanton Graubünden: Gürgaletsch (Bezirk Churwalden), 2440 m ü.M. (Mus. Basel 4683 *h*, leg. Dr. G. BOLLINGER 1911). Splügenpasshöhe, 2100 m ü M. (Mus. Basel 4683 *f*, leg. L. F. 16.9.1926). Schafberg bei Pontresina, 2700 m ü. M. (Mus. Basel 4683 *e*, leg. L. F. 26.7.1942). Fornohütte bei Malaja, 2580 m ü. M. (Mus. Basel 4683 *g*, leg. L. F. 7.8.1928).

Lebensweise: *Eucobresia pegorarii* kommt nur über der Baumgrenze vor. Der tiefste Fundort liegt auf der Splügenpasshöhe, 2100 m ü. M. Sie wird auf Alpweiden, Rasenbändern und Geröllhalden gefunden. Sie leben meist unter Steinblöcken verborgen. Auf dem Riffelberg fand ich im August 1943 gleichzeitig juvenile und adulte Tiere, woraus geschlossen werden kann, dass die Art einen mehrjährigen Lebenszyklus hat.

Genus PHENACOLIMAX Stabile.

Phenacolimax Stabile, 1859, S. 422. Genotypus: *Vitrina major* Fér. (= *Helico-Limax major* Férussac, 1807). Typenwahl: FISCHER in Paulucci 1878, S. 24.

Vitrina Hesse, 1923, S. 82 u. 96 (non *Vitrina* Draparnaud, 1801). Genotypus: *V. major* Fér. Typenwahl: HESSE 1923, S. 82.

Synonymie: Siehe Synonymie des Genus *Vitrina* Drap. (S. 000).

Diagnose: Der oberste Teil der Vagina ist verdickt und hat äussere, lappige Drüsen. Der Penis enthält einen errektierbaren, in der Ruhelage nicht sichtbaren Appendix.

Der Mantel ist stark entwickelt und hat einen grossen Schalenlappen.

Die Schale ist verhältnismässig gross und hat 3—3½ Umgänge.

Phenacolimax major (Férussac).

Vitrina pellucida Draparnaud, 1801, S. 98 (non *Helix pellucida* Müller, 1778).
Helico-Limax major Férussac, 1807, S. 43 (nov. nom. pro *Vitrina pellucida* Drap.
Vitrina draparnaldi Cuvier, 1817, Bd. 2, S. 405, Fussnote (nov. nom. pro *Vitrina pellucida* Drap.).
Helicolimax audebardi Férussac, 1821, S. 21, No. 6 (nov. nom. pro *Vitrina pellucida* Drap.).
Vitrina major Fér., in Mermod 1930, S. 103.

Terra typica: „Habite autour de Montpellier, particulièrement à Castelnau", Draparnaud 1805 (S. 120).

Anatomie: *Phen. major* wurde schon öfters anatomisch untersucht, zuerst von Moquin-Tandon 1852 (S. 241—243, Taf. 9, Fig. 1—2). Eine der besten Beschreibungen gab Boycott 1922 (S. 123), der Abbildungen von Längs- und Querschnitten der Vagina gab (S. 128, Fig. 4—5). Gerhardt 1935 (S. 298—301) und 1936 (S. 434, Abb. 1) beschrieb die Copulation.

Nachfolgend einige ergänzende Angaben: Der Uterus ist viel kürzer als die langgestreckte Vagina, deren hinterer Teil eiförmig verdickt und von einer zweilappigen Drüse umgeben ist. Nach Boycott besteht dieser Vaginalabschnitt aus dickwandiger Muskulatur, die innen von drüsigem Gewebe ausgekleidet ist. Das Lumen des oberen Vaginalabschnittes verjüngt sich nach unten zu einem sehr dünnen Gang, der in einer Papille in den unteren Vaginalabschnitt einmündet. An der äusseren, lappigen Vaginaldrüse konnte Boycott keinen Ausführgang feststellen.

Der Penis ist sehr langgestreckt und in seinem hinteren Teil gebogen. Das Vas deferens mündet ungefähr in der Mitte der Penislänge. Der Retractormuskel inseriert distal. Gerhardt 1935 und 1936 stellte fest, dass *Phen. major* bei der Copulation einen Appendix errektiert. Dieser Appendix ist, im Gegensatz zu der Appendicula von *Semilimax semilimax*, nicht ein Anhangorgan der weiblichen, sondern der männlichen Ausführgänge. Er befindet sich in der Ruhelage im hinteren Penisteil und ist äusserlich nicht sicht-

bar. Dieser Appendix wurde schon von MOQUIN-TANDON 1852 festgestellt und mit einem Flagellum verglichen.

Das Atrium ist sehr klein, da sich die männlichen und weiblichen Ausführgänge direkt vor der Genitalöffnung vereinigen.

Bei der Copulation findet, nach GERHARDT 1935 und 1936, ein gegenseitiger Immissio des Penis statt. Die Appendices liegen oral vor dem Penis, ihre Spitzen, die nicht in einem Haftorgan endigen, sind hackenförmig gegen den Penis zu gebogen. Eine Funktion der Appendices konnte nicht festgestellt werden.

Mantel und Tier: Der Mantel ist stark entwickelt, er reicht oral bis kurz hinter die Tentakeln. Der grosse Schalenlappen verdeckt die ganzen innern Umgänge der Schale. Die Pneumostomöffnung des Mantels ist spaltförmig.

Das Tier ist seitlich hellgrau und oben dunkler grau gefärbt. Die dreiteilige Sohle ist weisslich. Der vordere Mantellappen ist dunkelgrau gefärbt. Diese dunkelgraue Fläche endigt gegen den Pneumostomschlitz zu in einem Spitz. Der Mantellappen ist schmuzzig-weiss mit grauer wolkiger Zeichnung.

Schale: Die Schale ist verlängert eiförmig. Es ist ein sehr feiner, meist vom Columellarrand überdeckter, Nabel vorhanden. Der Apex ist flach gewölbt. Die inneren Umgänge nehmen regelmässig an Breite zu, der letzte Umgang ist gegen die Mündung zu verbreitert. Alle Umgänge sind oben schwach gewölbt. Die Schalenoberfläche ist schwach glänzend und hat schwach vertiefte, feine Längsrillen. Die Schale ist grünlich gefärbt. Das Embryonalgewinde hat $1^1/_4$ Umgänge, es unterscheidet sich von den übrigen Umgängen durch die milchige Trübung. Die Mündung ist breit oval. Der Columellarrand ist bei seinem Ansatz schwach umgeschlagen (Taf. 2, Fig. 6).

Schalenmasse: Nach Schalen aus dem Kanton Genf von Nant Cayla (Mus. Genf, leg. Dr. J. FAVRE): grösster Durchmesser 7 mm, kleinster Durchmesser 5,8 mm, Schalenhöhe 3,5 mm, Mündungsbreite 4,5 mm, Mündungshöhe 3,7 mm und Anzahl der Umgänge $3^1/_2$.

Allgemeine Verbreitung: *Phenacolimax major* ist in Westeuropa verbreitet. Die Ostgrenze des Verbreitungsgebietes verläuft auf der Linie Bremen—Teutoburger Wald—Rhön—Spessart—Rheintal bis Basel—Jura—Genf—Wallis.

Verbreitung in der Schweiz: Aus dem Rhonetal

sind zwischen Chippis im Kanton Wallis und der Landesgrenze im Kanton Genf zahlreiche Fundorte bekannt. Die Wasserscheide zwischen Rhone und Rhein wurde nur lokal bei Valeyres nächst Orbe (Kanton Waadt) und am Mont Vully zwischen Murten- und Neuenburgersee (Kanton Freiburg) überschritten.

Genus Insulivitrina Hesse.

Insulivitrina Hesse, 1923, S. 131, Genotypus: *V. lamarcki* Fér. = *Helicolimax lamarckii* Férussac, 1821. Typenwahl: Hesse, 1924 S. 226.

Diagnose: Der Ommatophorenretractor verläuft frei neben den Genitalorganen. Der Penis, der einen grossen Schwellkörper enthält, ist verhältnismässig klein und gedrungen. Die grosse Vagina enthält eine langgestreckte, errektierbare Vaginalpapille.

Der Mantel ist gross und hat stark entwickelte Schalenlappen.

Die Schale ist ähnlich wie beim Genus *Eucobresia* ausgebildet.

Insulivitrina glacialis (Forbes).

Vitrina glacialis Forbes, 1837, S. 258.
Phenacolimax (Semilimax) diaphanus var. *glacialis* Forbes, in Mermod 1930, S. 99.

Terra typica: „... at the edges of glacial masses by the Daubensee, and on the Faulhorn at about 7000 feet", Forbes 1837 (S. 257).

Von diesen beiden Originalfundorten bezeichne ich denjenigen beim Daubensee am Gemmipass (Kanton Wallis) als terra typica restr.

Zur Synonymie: Obwohl sich *Insulivitrina glacialis* anatomisch und conchyologisch von *Eucobresia diaphana* unterscheidet, wurde sie von den meisten Autoren als Varietät der letzteren Art angesprochen.

Anatomie: Das Retractorensystem ist gleich wie bei *Insulivitrina lamarckii* (Fér.) ausgebildet. (Vergl. Odhner 1937, S. 358, Fig. 12.) Der rechte Ommatophorenretractor kreuzt nicht zwischen dem Penis und der Vagina.

Der Zwittergang mündet in die untere Hälfte der kurzen, gedrungenen, fast dreieckigen Eiweissdrüse. Der Ovispermiduct ist

langgestreckt. Der Uterus ist verhältnismässig kurz. Der basale Teil der Vagina ist bei adulten Tieren mit dem Penis verwachsen, bei juvenilen Tieren liegt die Vagina frei neben dem Penis. Die Vagina enthält eine langge streckte Vaginalpapille, in welche die Ausführgänge des Uterus und des Receptaculum seminis einmünden. Bei der Errektion des Penis wird auch diese Vaginalpapille errektiert (Abb. 7 u. 10). Das Receptaculum seminis hat eine langgestreckte Bursa und einen ungefähr gleich langen Stiel. Der Penis ist sehr kurz, gedrungen und hinten zugespitzt. Das

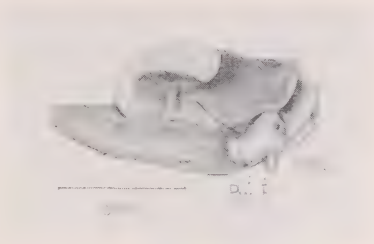


Abb. 7.

Insulivitrina glacialis (Forb.) mit errektierten Genitalen. Kanton Graubünden, Weissfluh bei Davos, 2600 m ü. M.

Alkoholpräparat Mus. Basel 4682 *c*, leg. L. F. 15.8.1933. Abkürzungen S. 635.

Vas deferens inseriert seitlich und der Retractormuskel distal. Im Innern enthält der Penis einen Schwellkörper, der ähnlich wie derjenige von *Insulivitrina ruivensis* (Gould), nur etwas grösser, ausgebildet ist. (Vergl. Odhner 1937, S. 354, Fig. 1) (Abb. 7—10).

Aus der Morphologie der Genitalorgane kann geschlossen werden, dass bei der Kopulation von *Insulivitrina glacialis* kein Immissio des Penis stattfindet, sondern dass die bewegliche Vaginal-papille das Sperma ausserhalb des Körpers dem Penis entnimmt.

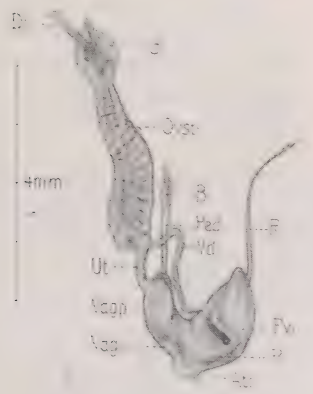


Abb. 8.

Genitalorgane von *Insulivitrina glacialis* (Forb.) juv. Kanton Wallis, Gemmipass beim Daubensee, 2250 m ü. M.

Kanadabalsampräparat 179. Mus. Basel 4682 *h*, leg. L. F. 5.8.1943. Abkürzungen S. 635.

Mantel und Tier: *Insulivitrina glacialis* ist gegenüber den anderen einheimischen Vitrinenarten durch die starke Entwicklung des Mantels

gekennzeichnet. Der vordere Mantellappen reicht bis zu den Tentakeln. Der Schalenlappen ist gross, er überdeckt die innern Umgänge der Schale. Der Pneumostomschlitz ist einfach ausgebildet.

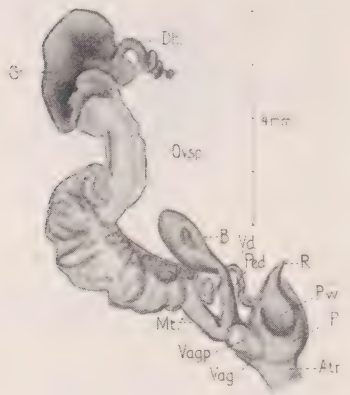


Abb. 9.

Genitalorgane von *Insulivitrina glacialis* (Forb.). Kanton Wallis, Gemmipass beim Daubensee, 2250 m ü. M.

Kanadabalsampräparat 177. Mus. Basel 4682 *h*, leg. L. F. 5.8.1943. Abkürzungen S. 635.

Die Tentakeln und der Schwanz sind dunkelgrau gefärbt. Der Mantel ist vorne dunkelgrau mit dichter dunkler Sprenkelung. Der Schalenlappen ist fast schwarz.

Schale: Die Schale hat so grosse Ähnlichkeit mit derjenigen von *Eucobresia pegorarii*, dass die Schalen der beiden Arten nur schwierig unterschieden werden können. Diejenige von *Insulivitr. glacialis* hat einen breiteren Conchyolinstreifen am Unterrand der Mündung. Ferner ist der Aussenrand der Mündung bei *Insulivitr. glacialis* gerundet, bei *Eucobr. pegorarii* schwach geschweift (Taf. 2, Fig. 7).

Schalenmasse: Nach adulten Schalen vom Gemmipass: grösster Schalendurchmesser 6,3 mm, kleinster Schalendurchmesser 4,5 mm, Schalenhöhe 2,5 mm, Mündungsbreite 4,5 mm, Mündungshöhe 3,5 mm und Anzahl der Umgänge 2½.

Allgemeine Verbreitung: *Insulivitrina glacialis* ist eine hochalpine

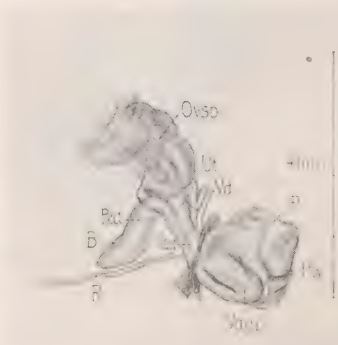


Abb. 10.

Errektierte Genitalorgane von *Insulivitrina glacialis* (Forb.). Kanton Wallis, Gemmipassbeim Daubensee, 2250 m ü. M.

Kanadabalsampräparat 178. Mus. Basel 4682 *h*, leg. L. F. 5.8.1943. Abkürzungen S. 635.

Art, die bis jetzt mit Sicherheit nur in den Schweizeralpen festgestellt wurde. Sie lebt in dem Höhengürtel zwischen 2000 und 3000 m ü. M.

Da die Art selten richtig erkannt wurde, sind nur wenieg diesbezügliche Literaturangaben zuverlässig. Die von Hesse 1923 (S. 89) als *Phenacolimax glacialis* vom Berninapass und die auf Seite 110 als *Vitrinopugio nivalis*, mit in die Vagina eingestülpter Liebesdrüse von Obergurgl (Nordtirol), von der Franzenshöhe am Stilfser Joch und vom Piz Padella bei Samaden beschriebenen Tiere, gehören sehr wahrscheinlich zu *Insulivitr. glacialis.*

Fundorte:

Kanton Waadt: Alp Anzeindaz bei Bex, 2000 m ü. M. (Mus. Basel 4682 *l—m*, leg. L. F. 13.8.43 und 24.9.43).

Kanton Wallis: Gemmipass zwischen Daubensee und Passhöhe, 2250 m ü. M. (Mus. Bern, Paratyphoide, leg. Forbes; Mus. Basel 4682 *h*, leg. L. F. 5.8.43). Bei der Bahnstation Riffelberg der Gornergratbahn, 2600 m ü. M. (Mus. Basel 4682 *i*, leg. L. F. 8.8.43). Riffelberg, obere Kelle bei den Seelein, 2900 m ü. M. (Mus. Basel 4682 *i*, leg. L. F. 9.8.43).

Kanton Bern: Schynige Platte, 2000 m ü. M. (Mus. Basel 4682 *g*, leg. L. F. 2.8.43). Faulhorn (Mus. Bern, Paratypoide, leg. Forbes). Bei der Station Eigergletscher der Jungfraubahn, 2300 m ü. M. (Mus. Basel 4682 *f*, leg. L. F. 26.7.43).

Kanton Unterwalden: Pilatus (Mus. Basel 4682 *a*, leg. Dr. L. Eder 1917).

Kanton Graubünden: Weissfluh bei Davos, 2580 und 2600 m ü. M. (Mus. Basel 4682 *b* u. *c*, leg. L. F. 13.7.33 u. 15.8.33). Hauptertäli bei der Weissfluh, 2550 m ü. M. (Mus. Basel 4682 *d*, leg. L. F. 16.8.33).

Lebensweise: *Insulivitrina glacialis* lebt über der Baumgrenze auf Alpwiesen, Rasenbändern oder Geröllhalden mit Pflanzenbewuchs. Wie die andern alpinen Arten wird sie vorwiegend unter Steinblöcken gefunden.

Im August fand ich neben juvenilen auch adulte Tiere, deren Receptaculum seminis Sperma enthielt. Es muss demnach angenommen werden, dass *Insulivitrina glacialis* einen mehrjährigen Lebenszyklus hat.

Die Untersuchung des Mageninhalts ergab nur pflanzlichen Inhalt.

Genus Oligolimax Fischer.

Oligolimax Fischer, in Paulucci 1878, S. 1 u. 23. Autogenotypus: *Vitrina paullucciae* Fischer, 1878.
Gallandia Bourguinat, 1880. Autogenotypus: *Vitrina conoidea* Martens, 1874.

Zur Synonymie: *Oligolimax paulucciae* wurde bis jetzt noch nicht anatomisch untersucht, doch ist er conchyologisch *Oligolimax annularis* so ähnlich, dass sehr nahe Verwandtschaft angenommen werden muss, wenn es sich überhaupt um verschiedene Arten handelt.

Der anatomische und conchyologische Vergleich von *Olig. annularis* von Sitten mit anatolischen Exemplaren aus der Umgebung von Ankara (Mus. Basel 2000 *g*, leg. L. F. 15.4.1936) ergab keinerlei Merkmale, die zu einer artlichen Abtrennung berechtigen würden. Auch der Vergleich mit der Originalbeschreibung von *Vitrina conoidea* Martens, 1874 (S. 8—9, Taf. 1, Fig. 5 *a—d*), ergab keinerlei Unterschiede. Das mit *Vitrina conoidea* Mart. als. Genotypus aufgestellte Genus *Gallandia* fällt daher in die Synonymie von *Oligolimax*.

Diagnose: Die Vagina enthält eine langgestreckte Vaginalpapille. Das Receptaculum seminis hat keinen von der Bursa abgesetzten Stiel. Der Penis ist sehr klein.

Der Mantel ist schwach ausgebildet und hat keinen Schalenlappen.

Die Schale ist konisch kugelig. Sie hat mehr als drei Umgänge. Die Schalenoberfläche und das Embryonalgewinde sind rippenstreifig.

Oligolimax annularis (Studer).

Hyalina annularis Venetz, Studer 1820, S. 86.
Vitrina conoidea Martens, 1874, S. 8.
Phenacolimax (Oligolimax) annularis Venetz, Mermod 1930, S. 100.

Terra typica: „In Wallis bey Sitten", Studer 1820 (S. 86).

Zur Synonymie: Siehe Synonymie der Gattung *Oligolimax*.

Anatomie: Mermod 1923 (S. 310—313, Fig. 1 u. 2) beschrieb die Radula und die Genitalorgane nach Exemplaren von

Siders (Kanton Wallis). Meine Untersuchungen von Exemplaren von Sitten (Kanton Wallis) (Mus. Basel 2000 *e* und *k*, leg. L. F. 18.5.1937 und 26.9.1943) und von Ketchiören bei Ankara (Anatolien) (Mus. Basel 2000 *g*, leg. L. F. 15.4.1936) bestätigten die Angaben von Mermod 1923.

Der Zwittergang mündet in der dreieckigen Eiweissdrüse in eine blindsackförmige Bursa copulatrix. Der Ovispermiduct ist verhältnismässig kurz und sehr stark angeschwollen. Der kurze Uterus enthält nach Mermod einen Drüsenkörper, der jedoch von mir nicht festgestellt werden konnte. Das Receptaculum seminis ist klein, birnförmig und hat keinen von der Bursa abgesetzten Stiel. Der obere Teil der Vagina ist muskulös und mündet in einer langgestreckten Vaginalpapille in den unteren Vaginateil. Der Penis ist sehr klein. Der Retractormuskel inseriert distal, das Vas deferens etwas unterhalb davon. Im Innern des Penis befindet sich eine Furche, die jedoch nicht bei allen Exemplaren deutlich sichtbar ist. Der Penis und die Vagina münden in ein langgestrecktes Atrium.

Abb. 11.
Oligolimax annularis (Stud.). Kanton Wallis. Sitten. 550 m ü. M.
Alkoholpräparat Mus. Basel 2000 *k*, leg. L. F. 26.9.1943.

Mantel und Tier: Der Mantel besteht nur aus einem schmalen Mantelstreifen, der sich längs der Schalenmündung hinzieht. Ein Schalenlappen fehlt. (Abb. 11).

Das Tier und der Mantel sind gleichförmig dunkelgrau gefärbt. Die Fussohle hat ein hellgraues Mittelfeld und dunkelgraue Seitenfelder.

Schale: Die Schale ist konisch-kugelig und hat einen stark erhobenen Apex. Sie ist sehr eng, aber deutlich sichtbar genabelt. Die stark gewölbten Umgänge sind stufig von einander abgesetzt und werden durch eine vertiefte Naht von einander getrennt. Die Schalenoberfläche ist unregelmässig runzelig gestreift. Sie ist gelblich hornfarben. Das Embryonalgewinde hat ca. $1^1/_3$ Umgänge, es ist feiner wie die übrige Schalenoberfläche gestreift. Die Mündung ist gerundet (Taf. 2, Fig. 8, 9).

Schalenmasse: Grösster Durchmesser 5,2 mm, kleinster

Durchmesser 4,2 mm, Schalenhöhe 2,6 mm, Mündungsbreite 2,9 mm, Mündungshöhe 2,8 mm und Anzahl der Umgänge $3^1/_3$ (Exemplare von Sitten, Kanton Wallis).

Allgemeine Verbreitung: *Oligolimax annularis* ist in den Pyrenäen, in den Alpen, in Italien, auf der Balkanhalbinsel, in den Karpathen, in Anatolien, im Kaukasus und in den turkestanischen Gebirgen verbreitet. In Persien wird er durch den nah verwandte *Oligolimax annularis persicus* (Bttg.) vertreten.

Verbreitung in der Schweiz: Mermod 1930 (S. 102) teilt einige Fundorte aus den Waadtländer Alpen, dem Wallis, den Urkantonen, Graubünden und dem Tessin mit. Alle Fundorte liegen im Alpengebiet. Dem schweizerischen Mittelland und dem Jura fehlt die Art.

Lebensweise: *Oligolimax annularis* ist vorwiegend in den Höhenstufen zwischen 1000 und 2500 m ü. M. verbreitet. Vereinzelt wird die Art aber auch an tiefer oder höher gelegenen Lokalitäten gefunden. In der Schweiz liegt der am tiefsten gelegene Fundort bei Sitten (Kanton Wallis) 550 m ü. M. und der am höchsten gelegene am Piz Terza im Nationalpark (Unterengadin) 2680 m ü. M.

Olig. annularis wird meist an ausgesprochen trockenen Standorten gefunden, doch teilte Bütikofer 1920 (S. 30) die Art auch von feuchten Lokalitäten, wie Schluchten und Bachufer, im schweizerischen Nationalpark mit.

Über die Vermehrungen liegen noch keine genauen Beobachtungen vor. Bei meinen Aufsammlungen bei Sitten fand ich im September nur juvenile Tiere und Mitte Mai adulte, neben juvenilen Exemplaren. Auch die von mir Mitte April bei Ankara (Anatolien) gesammelten Tiere waren teilweise juvenil, teilweise adult. Es muss daher angenommen werden, dass die Art mehrjährig ist und dass die Fortpflanzungszeit im Frühjahr liegt.

Genus Vitrinobrachium Künkel.

Vitrinobrachium Künkel, 1929, S. 624. Monotypus: *Vitrinobrachium breve* (Fér.) = *Helicolimax brevis* Férussac, 1821.

Diagnose: Die Genitalorgane haben einen Begattungsarm, der im nicht errektierten Zustand ungegliedert ist. Das Recep-

taculum seminis mündet in das Atrium. Es ist keine Vagina vorhanden. Bei der Kopulation findet kein Immissio des Penis statt.

Der Mantel ist stark entwickelt und hat einen grossen Schalenlappen.

Die Schale besteht aus 1½ schnell an Weite zunehmenden Umgängen.

Anmerkung: Durch die von Künkel 1929 und 1933 publizierten Untersuchungen über die Biologie und Anatomie von *Vitr. breve* und *Semilimax semilimax* wurde festgestellt, dass sich diese Arten nicht nur durch den Bau ihrer Genitalorgane, sondern auch durch ihren Kopulationsmodus unterscheiden. Erstere Art kopuliert ohne, letztere mit Immissio des Penis.

Die anatomischen und biologischen Differenzen der beiden Arten sind tiefgreifend genug, um eine generische Trennung zu begründen.

Vitrinobrachium breve (Férussac).

Abbildungen ohne Text. Ferussac 1819 in Férussac et Deshayes, 1819—1851, Taf. 9, Fig. 2.
Helicolimax brevis Férussac, 1821, S. 21, No. 2.
Vitrinopugio (Vitrinopugio) brevis Fér., Mermod 1930, S. 108.

Terra typica: „Billafingen", Férussac 1821 (S. 21) (= Billafingen in Baden).

Anatomie: Die Anatomie, besonders eingehend diejenige der Genitalorgane, wurde von Künkel 1929 beschrieben. Künkel untersuchte Exemplare die bei Heidelberg gesammelt wurden, sowie die von diesen in Gefangenschaft gezüchteten Nachkommen. Meine anatomischen Untersuchungen an Tieren vom Monte Generoso (Kanton Tessin) bestätigten die Angaben von Künkel.

Die kleine Zwitterdrüse ist sehr kompakt. Der Zwittergang ist gestreckt oder nur sehr schwach geschlängelt, er mündet in das hintere, blindsackartige Ende des Ovispermiducts, das Befruchtungstasche genannt wird. Die Eiweissdrüse hat traubige Struktur. Der Ovispermiduct ist langgestreckt. Der Uterus ist sehr kurz. Das Receptaculum seminis hat eine kleine, etwas verlängerte Bursa und einen kurzen Stiel. Der Ausführgang mündet in das Atrium. Der Penis ist sackförmig und hat einen distal inserierenden Retractormuskel. Das Vas deferens mündet etwas unterhalb des Retractormuskels in den Penis. Im Innern des Penis finden sich eng zusammen

gehäufte Drüsen, die ein Drüsenpolster bilden. Der Begattungsarm mündet in das Atrium. Er ist in der Ruhelage schlauchförmig mit einem kugeligen, drüsigen, hinteren Teil, der in einer kugeligen Papille in den vorderen Teil mündet. Bei der Errektion wird der vordere, schlauchförmige Teil wie ein Handschuhfinger umgestülpt, so dass die Papille des hinteren Teils, die in einem Saugnapf endigt, nach vorne zu liegen kommt. Das ausgestülpte Organ ist wie ein Arm nach allen Seiten beweglich.

Bei der Kopulation saugen sich die Partner gegenseitig mit dem Saugnapf des Begattungsarmes fest. Der ausgestülpte Penis umfasst den Kopulationsarm des Partners. Das Spermapaket wird, nachdem es von dem Sekret der Penisdrüsen eingehüllt wurde, mit Hilfe dieses Sekrets am Kopulationsarm des Partners befestigt, dann werden die errektierten Genitalorgane wieder eingestülpt.

Mantel und Tier: Der Mantel ist sehr gross, der vordere Mantellappen reicht bis zu den Tentakeln und der Schalenlappen ist langgestreckt und verhältnismässig schmal. Das Pneumostom ist ein gerader Schlitz.

Der Kopf, der Schwanz und der Mantel sind dunkelgrau, das übrige Tier grau gefärbt.

Schale: Der Schalenumriss ist oval. Der letzte Umgang ist stark erweitert. Der Apex ist schwach erhoben. Ein Nabel ist nicht vorhanden. Die Schale hat $1^3/_4$ bis 2 gewölbte, durch eine schwach vertiefte Naht getrennte Umgänge. Die Schalenoberfläche ist schwach quer gerunzelt und nur wenig glänzend. Das Embryonalgewinde unterscheidet sich von der übrigen Schale durch seine milchige Trübung. Die Mündung ist gross, oval und sehr schief. Der Oberrand der Mündudg ist nahe seiner Insertion geschwungen. Am Unterrand befindet sich ein schmaler Conchyolinstreifen (Taf. 2, Fig. 10).

Allgemeine Verbreitung: *Vitrinobrachium breve* hat zwei getrennte Verbreitungsareale. Das eine liegt am Südfuss der Alpen. Es erstreckt sich von den Julischen Alpen (Bled = Veldes, Mus. Basel 1049 m ü. M., leg. L. F. 16.7.1929) und Triest (A. J. Wagner 1915, S. 476) bis zu den Walliseralpen. Am häufigsten ist die Art am Südfuss der lombardischen Alpen.

Das zweite Verbreitungsareal liegt in Süd- und Mitteldeutschland, von wo die Art von zahlreichen Fundorten bekannt ist.

Verbreitung in der Schweiz: *Vitrinobr. breve* ist

im Sotto Ceneri (Kanton Tessin) weit verbreitet. PIAGET 1919 (S. 97) teilte Fundorte im Goms (Oberwallis) und von der Innern Nanzlücke zwischen Simplonpasshöhe und Gamsertal 2600 m ü. M. mit. Da ich die Belegexemplare nicht sah, kann ich die Angaben von PIAGET nicht bestätigen. Die Höhenlage der Fundorte lässt vermuten, dass es sich um eine Verwechslung mit einer anderen Art handelt.

Lebensweise: *Vitrinobrachium breve* ist von der Ebene bis in die montana Region verbreitet. Die dichteste Verbreitung hat die Art in den Höhenlagen zwischen 300 und 700 m ü. M. Ohne Berücksichtigung der oben erwähnten Fundortsangaben von PIAGET 1919, liegen die am höchsten gelegenen Fundorte am Monte Generoso 1150 m ü. M. (Mus. Basel, 1049 *h*, leg. L. F. 23.9.1941) und bei Buggiolo über Porlezza 1050 m ü. M. (Mus. Basel 1049 *q*, leg. L. F. 1927).

Als Biotop werden schattige Lokalitäten, an welchen die Art unter Steinen und in feuchtem Moos gefunden wird, bevorzugt.

Über die Lebensdauer und den Lebenszyklus teilte KÜNKEL 1929 folgende Beobachtungen mit: *Vitrinobr. breve* ist im Alter von 3—4 Monaten geschlechtsreif. Die Lebensdauer beträgt 10½—17 Monate. Die Tiere haben 1—2 Brunstzeiten. Haben sie nur eine, so ist sie im Oktober, haben sie zwei, so eine zwischen Anfang April und Ende Juni, die andere zwischen Ende Dezember und Ende Februar.

Genus SEMILIMAX Agassiz.

Semilimax Agassiz, 1845, S. 81. Monotypus: *Helix semilimax* Férussac, 1802.

Vitrinopugio Ihering, 1892, S. 401. Genotypus: *V. elongatus* = *Vitrina elongata* Draparnaud, 1805 (= synonym von *Helix semilimax* Férussac, 1802). Typenwahl: HESSE 1923, S. 103.

Zur Synonymie: *Vitrinopugio* Ihering wurde für die Vitriniden mit einem Anhangorgan an den Geschlechtsorganen aufgestellt.

Vitrinopugio ist ein Synonym von *Semilimax* Agassiz, 1845. Die Annahme von BAKER 1929 (S. 138), dass *Semilimax* Agassiz, 1845, ein nomen nudum sei, ist unrichtig, da der Name mit einem bibliographischen Hinweis auf *Helix semilimax* Férussac, 1802, publiziert wurde.

Diagnose: Die Genitalorgane haben ein Anhangorgan, das im nicht errektierten Zustand in zwei Teile gegliedert ist. Das Receptaculum seminis mündet in die Vagina.

Der Mantel ist stark entwickelt und hat einen grossen Schalenlappen.

Die Schale ist klein und besteht fast nur aus dem sehr stark erweiterten letzten Umgang.

Semilimax semilimax (Férussac).

Helix Semilimax Férussac, 1802, S. 236, Taf. 1, Fig. A,B,C,D.
Vitrina elongata Draparnaud, 1805, S. 120, Taf. 8, Fig. 40—42.
Vitrinopugio (Vitrinopugio) elongatus Drap., Mermod 1930, S. 106—107.

Terra typica: „... bey dem Dorfe Billafingen, 2 Stunden von Ueberlingen, und 3 von Stockach", Férussac 1802 (S. 239) (= Billafingen in Baden).

Zur Synonymie: Die Synonymie von *Helix semilimax* Fér. und *Vitrina elongata* Drap. wurde von Férussac 1821 (S. 21) festgestellt.

Anatomie: Die Anatomie von *Semilimax semilimax* wurde von verschiedenen Autoren untersucht und beschrieben. Die beste Beschreibung gab Künkel 1933 (S. 409—419, Fig. 7, 9 A, 10 u. 12). Da mir keine Tiere zur Untersuchung vorlagen, entnehme ich vorstehender Beschreibung die wichtigsten Daten.

Die Eiweissdrüse ist flockig, nicht kompakt. Der Ovispermiduct ist schlank und lang. Der Uterus ist sehr kurz. Die Vagina ist viel länger als der Uterus und gegen das Atrium zu erweitert. Das Receptaculum seminis hat eine kugelige Bursa und einen kurzen Stiel. Das sehr kurze Vas deferens mündet in das zugespitzte Hinterende des kurzen, gedrungenen Penis. Auf der Seite, die der Einmündung des Penis in das Atrium gegenüber liegt, mündet der Begattungsarm in das Atrium. Dieser besteht aus einer vorderen Scheide und einem hinteren ausstülpbaren Teil von drüsiger Struktur. Der letztere endigt in dem Teil, der bei der Errektion vorne liegt, in einer durchbohrten Conchinspitze. Das Atrium ist relativ gross und muskulös.

Mantel und Tier: Da mir keine Tiere vorlagen, verweise ich auf die eingehende Beschreibung durch Künkel 1933 (S. 403—408).

Schale: Die Schale hat nierenförmigen Umriss. Sie besteht aus $1^3/_4$ Umgängen. Der letzte Umgang ist gegen die Mündung zu sehr stark erweitert. Die Schalenoberfläche ist fast ganz flach und der Apex kaum erhoben. Die Mündung ist sehr gross und nimmt fast die ganze Unterseite der Schale ein, nur das Embryonalgewinde ist unten beschalt. Der Collumellarrand ist so weit um die Schalenachse geschwungen, dass durch die Mündung ein Durchblick durch alle Umgänge möglich ist (Taf. 2, Fig. 11).

Schalenmasse: A. Schalen von Tieren beim Beginn der Geschlechtsreife: grösster Durchmesser 3—3,8 mm, kleinster Durchmesser 2,5—2,6 mm. B. Schalen von vollständig ausgewachsenen Tieren: grösster Durchmesser 4—5 mm, kleinster Durchmesser 2,8—3 mm (Künkel 1933, S. 403).

Allgemeine Verbreitung: Das Verbreitungsgebiet erstreckt sich von Frankreich und Süddeutschland bis Siebenbürgen und Kroatien (Wagner 1915, S. 475). Da die älteren Autoren die Art nicht von *Semilimax kotulae* unterschieden, besteht die Möglichkeit, dass sich Literaturangaben auf diese Art beziehen.

Verbreitung in der Schweiz: Von den, von Mermod 1930 (S. 107) aufgezählten, schweizerischen Fundorten beziehen sich sehr wahrscheinlich nur die Angaben „Neuchâtel: Tête de Ran, 1400 m. (Piaget)" und „Région du Bodan: Stein am Rhein, St-Gall (Ulrich, Suter)" auf Fundorte von *Semilimax semilimax*.

Die Fundortsangaben aus dem Wallis (Jeffreys 1855), aus Graubünden (Pearce und Amstein) und aus Uri (Pollonera in Piaget 1920) beziehen sich sehr wahrscheinlich auf *Semilimax kotulae* (Wstld.).

Die Fundortsangabe Haudères (Kanton Wallis) nach Piaget 1911 (S. 31) ist irrtümlich, da Piaget in der betreffenden Publikation *Semilimax semilimax* gar nicht erwähnte.

Mir lag nur eine Schale von Mols am Walensee (Mus. Basel 379 *b*, leg. Dr. L. Eder 1918) vor.

Die Vorkommen von *Semilimax semilimax* in der Nordostschweiz schliessen sich an das süddeutsche Verbreitungsgebiet an. Aus der Westschweiz wurde die Art seit der Publikation von Piaget 1914 (Tête de Ran im Neuenburger Jura) nicht mehr mitgeteilt. Wegen ihrer verborgenen Lebensweise wird die Art nur selten gefunden.

Fossil wurde *Semilimax semilimax* in interglacialen Ablagerungen der Hochterrasse bei Zell (Kanton Luzern) gefunden (Erni, Forcart und Härri 1943, S. 114).

Lebensweise: *Semilimax semilimax* ist hauptsächlich in Mittelgebirgen verbreitet. Der höchst gelegene, sicher nachgewiesene Fundort liegt 1400 m ü. M (Tête de Ran im Neuenburger Jura).

Durch die Zuchtversuche von Künkel sind wir sehr gut über die Biologie unterrichtet. Bei in Gefangenschaft gehaltenen Tieren, wurden 1—2 Brunstzeiten festgestellt. Tiere, die im Dezember aus dem Ei schlüpften, kopulierten im darauf folgenden April bis Mai, und nochmals zwischen Oktober und Januar. Im März ausgeschlüpfte Tiere kopulierten nur einmal zwischen Oktober und Januar.

Bei der Kopulation findet ein gegenseitiger Immissio des Penis statt. Das errektierte Anhangorgan saugt sich mit der saugnapfförmigen Conchinspitze während der ganzen Dauer der Kopulation am Partner fest.

Die Legeperiode dauert von November oder Dezember bis Ende März. In 6—9 Gelegen zu 2—24 Eier werden von einem Tier 51—86 Eier gelegt.

In Gefangenschaft erreichten die Tiere ihre Geschlechtsreife im Alter zwischen 3½ bis 4 Monaten. Künkel vermutet, dass das Wachstum in der Natur länger dauert.

Als Lebensdauer wurden 12—14 Monate festgestellt. Die Hauptsterbezeit liegt zwischen Ende April und Mitte Juni.

Semilimax kotulae (Westerlund).

Vitrina Kotulae Westerlund, 1883, S. 54.
Vitrina goeotiformis Pollonera, 1884, S. 418, Taf. 10, Fig. 1—4 u. 40—42.
Vitrina (Semilimax) elongata Drap., var. *sapinea* Piaget, 1913, S. 483, Taf. 14, Fig. 6—7.
Vitrinopugio (Vitrinopugio) goeotiformis Poll., Mermod, 1930, S. 107.
Vitrinopugio nivalis Forcart, 1930, S. 545 partim (non *Vitrina nivalis* Dumont et Mortillet, 1852).

Terra typica: „Galicia in M. Tatra, 900—2200' s. m., praecipue in regione alpina, sub lapidibus non rara", Westerlund 1883 (S. 55).

Zur Synonymie: Mermod 1930 (S. 108) stellte die Synonymie von *V. goeotiformis* Poll. und *V. elongata* var. *sapinea* Piaget fest. In einer Fussnote machte er auch auf die Übereinstimmung der Genitalorgane von *V. kotulae* und *V. goeotiformis* aufmerksam. Fiebiger 1934 (S. 25—28) stellte die Synonymie der beiden Arten fest. Eigene Untersuchungen an Exemplaren aus dem Wallis, aus Graubünden und dem Böhmerwald bestätigten die Übereinstimmung. In meiner Arbeit von 1930 (S. 545) publizierte ich die Art irrtümlicher Weise unter dem Namen *Vitrinopugio nivalis*, veranlasst durch die Literaturangaben, in welchen die Genitalorgane von *V. nivalis* als mit einem Begattungsarm versehen, beschrieben wurden.

Anatomie: Von Pollonera 1884 (S. 415—417, Taf. 10, Fig. 40—42) wurden die Genitalorgane, die Radula und die Mandibel beschrieben. Soós 1917 (S. 101—104 u. 156—157, Abb. 77—80) gab eine eingehende Beschreibung der Anatomie. Hoffmann 1932 (S. 198—200, Taf. 16, Fig. 1) und Fiebiger 1934 (S. 25—27, Taf. 1, Fig. 1—6) beschrieben die Genitalorgane. Auf Grund eigener Untersuchungen an Tieren aus dem Wallis, aus Graubünden und aus dem Böhmerwald kann ich folgende Ergänzungen geben:

Bei der Einmündung des Zwitterganges in die Eiweissdrüse ist keine Samentasche sichtbar. Die Eiweissdrüse ist verhältnismässig klein, kugelig. Der Ovispermiduct ist langgestreckt, sein unterer Teil ist blasig erweitert. Der Uterus und der Stiel des Receptaculum seminis münden in das Atrium, so dass eine Vagina fehlt. Die Bursa des Receptaculum seminis ist oval, der Stiel ist basal erweitert und dickwandig. Der Penis ist schlank und langgestreckt. Der Retractor inseriert distal und mündet das Vas deferens daneben in den Penis. Der Begattungsarm ist in zwei, äusserlich deutlich abgetrennte Abschnitte gegliedert. Der hintere Teil ist von drüsiger Struktur, im vorderen Teil befindet sich die vorne zugespitzte, errektierbare Papille. Fiebiger 1934 (S. 26) nahm an, dass der hintere Teil eine Pfeildrüse und der vordere Teil ein Pfeilsack sei. Er schreibt: „Ich konnte die pfeilähnlichen Gebilde entdecken, wie sie Simroth auch von *Vitrinop. elongatus* zeichnet. Sie sind im feuchten Zustand glasig hell und elastisch, eingetrocknet drehen sie sich zusammen und nehmen eine dunklere Färbung an. Sie sind in Salzsäure nicht löslich und bestehen wohl, wie auch schon Simroth nach Wiegmann angibt, aus Conchiolinsubstanz. Sie haben etwa die Länge der Pfeil-

drüse." Bei durchsichtig gemachten Canadabalsampräparaten konnte ich das Lumen des hinteren Teils des Begattungsarmes mit einem Sekret ausgefüllt finden, das bei stärkerer Vergrösserung körnige Struktur hat und dessen Körnchen kugelig sind. Mit einem Pfeil hat dieses Sekret keine Ähnlichkeit, sondern nehme ich an, dass es innerhalb der Drüse flüssig ist und erst beim Austritt an der Luft erstarrt. Ich vermute, dass der Begattungsarm ähnlich wie bei *Semilimax semilimax* funktioniert, und dass das Sekret zum Befestigen am Partner dient. Klarheit kann nur die Beobachtung der Kopulation bringen. Der errektierbare Teil unterscheidet sich von dem von *Semilimax semilimax* durch das Fehlen der Conchyolinspitze.

Mantel und Tier: Der vordere Mantellappen ist stark ausgebildet und reicht fast bis zu den Tentakeln nach vorne. Der Schalenlappen ist lang und schmal, er überdeckt die ganze Schale. Vom Pneumostomschlitz verläuft eine Mantelrinne nach dem Rücken.

Das Tier und der Mantel sind einheitlich grau gefärbt. Die Seitenfelder der Sohle sind dunkler gefärbt als das Mittelfeld.

Schale: Der Schalenumriss ist breitoval. Der letzte Umgang ist sehr gross, das übrige Gewinde sehr klein. Die Schalenoberfläche ist flach mit schwach vertieftem Apex. Die Schale hat $1^3/_4$ Umgänge, die sehr schnell an Breite zunehmen. Die Naht ist schwach vertieft. Die Schalenoberfläche ist glatt und weist nur stellenweise eine sehr schwache Runzelung auf. Unten sind alle Umgänge offen, so dass keine Schalenunterseite vorhanden ist, und auch keine normale Schalenmündung gebildet wird (Taf. 2, Fig. 12).

Allgemeine Verbreitung: *Semilimax kotulae* ist eine Gebirgsart, die von den Grajischen und Waadtländer Alpen bis zu den Dolomiten verbreitet ist. Ferner kommt die Art im Bayrischen-und Böhmer Wald, in den Sudeten und in den Karpathen vor.

Verbreitung in der Schweiz: *Semilimax kotulae* kommt in den Waadtländer-, Walliser-, Tessiner- und Graubündner-Alpen vor. Die Art ist selten und sind nur wenige Fundorte bekannt. Zur Ergänzung der von Mermod 1930 (S. 108) angeführten Fundorte teile ich die folgenden mit:

Kanton Tessin: Gotthardpasshöhe, 2045 m ü. M. (Mus. Basel 4663 *a*, leg. L. F. 23.8.31). Kanton Graubünden: Misox bei San Bernardino.

Bosco del Fraco, 1670 m ü. M. und an der Bernardinostrasse, 1700 m ü. M. (Mus. Basel 4663 *c* u. *d*, leg. L. F. 29.7.26 u. 26.7.26). Hinterrheintal bei Rüti, 1440 m ü. M. (Mus. Basel 4663 *f*, leg. L. F. 9.9.26). Bergell bei Maloja, 1740 m ü. M. (Mus. Basel 4663 *e*, leg. L. F. 30.9.27).

Lebensweise: *S. kotulae* ist eine Gebirgsart, die vorwiegend in Wäldern gefunden wird. Sie kommt in den Höhenlagen zwischen 500 und 2000 m ü. M. vor. An einzelnen Lokalitäten mit hochliegender Waldgrenze, wie bei der Riffelalp (Kanton Wallis), wurde sie bis 2200 m ü. M. gefunden. Der einzige mir bekannte Fundort über der Baumgrenze ist derjenige beim Gotthardhospiz, wo die Art auf einer Alpweide unter Steinen gefunden wurde. Nach meinen Beobachtungen ist sie vorwiegend eine Bewohnerin von Coniferenwäldern, in welchen sie in feuchtem Moos, in Mulm oder unter Steinen gefunden wird.

Über die Biologie sind keine Beobachtungen bekannt. Ausgewachsene Exemplare fand ich in den Monaten August und September.

ZOOGEOGRAPHIE DER IN DER SCHWEIZ VORKOMMENDEN VITRINEN-GATTUNGEN

Das Genus *Vitrina* Drap. ist auf der nördlichen Halbkugel circumpolar verbreitet, wie dies schon durch Simroth 1890 (S. 32) festgestellt wurde. Es wird angenommen, dass bis in das ältere Quartär eine Landverbindung zwischen Nordwesteuropa, Island, Grönland und Nordostamerika bestand. Von dem Genus *Vitrina* kann angenommen werden, dass es im Pliozän eine ununterbrochene circumpolare Verbreitung hatte, die durch die Isolierung der Vorkommen in Nordeuropa, Island, Grönland und Nordamerika in getrennte Verbreitungsareale aufgespalten wurde. Die *Vitrina*-Formen von Island, Grönland und Nordamerika können als geographische Rassen von *Vitrina pellucida* (Müll.) unterschieden werden.

Das Genus *Eucobresia* hat sein Verbreitungszentrum in den Alpen, wo wahrscheinlich auch sein Bildungszentrum zu suchen ist. Das Verbreitungsgebiet erstreckt sich im Westen bis Mittelfrankreich, im Norden bis Mitteldeutschland, im Osten bis zu den Karpathen und im Süden bis zum Südabfall der Alpen.

Das Genus *Phenacolimax* Stab. kommt in Westeuropa von

Grossbritanien bis nach Westdeutschland, der Südwestschweiz und Piemont vor. Das Verbreitungszentrum liegt in Frankreich.

Das Genus *Insulivitrina* Hesse hat verschiedene, weit von einander liegende Verbreitungsareale. Zuerst wurde die Gattung auf Madeira, den Azoren und den Kanarischen Inseln festgestellt. Hesse 1923 (S. 136—138, Taf. 2, Fig. 18—19) erkannte die Zugehörigkeit von *Vitrina arabica* Thiele aus Südarabien zu dem Genus *Insulivitrina*. In den vorstehenden Untersuchungen konnte ich nachweisen, dass auch die hochalpine *Vitrina glacialis* Forbes der gleichen Gattung angehört. Der Vergleich von *Insulivitrina lamarckii* von der Kanarischen Insel Villaflor (Mus. Basel 3170 *a*, leg. Dr. H. G. Stehlin 1895) mit *Insulivitrina glacialis* ergab, dass der hauptsächliche Unterschied der beiden Arten in der, allerdings erheblichen, Grössendifferenz liegt. Nach Scharff 1903 (S. 297) bestand bis zum Miozän eine Landverbindung zwischen Portugal, Madeira und den Azoren einerseits, sowie zwischen Marokko und den Kanarischen Inseln anderseits. Es lässt sich daraus schliessen, dass wir es bei den atlantischen Arten, bei der alpinen *Insulivitrina glacialis* und bei der arabischen *Insulivitrina arabica* mit Relikten einer im Miozän weit verbreiteten Gattung zu tun haben, die sich während ihrer langen Isolierung nur wenig veränderte.

Das Genus *Oligolimax* Fischer, dessen Synonymie mit *Gallandia* vorstehend nachgewiesen wurde, ist längs der Nordküste des Mittelländischen Meeres, in Anatolien, in der Krim, im Kaukasus, in Iran und in Turkestan gefunden worden. Die weite Verbreitung und das sporadische Auftreten der Gattung sprechen für ein grosses Alter das jedoch nicht fixiert werden kann.

Das Genus *Vitrinobrachium* hat ein südalpines und ein süddeutsches Verbreitungsareal. Die beiden Areale sind durch die Alpenkette, aus der keine Funde bekannt sind, getrennt. Es ist anzunehmen, dass der Zeitpunkt der Trennung der beiden Areale in eine Glazialperiode zu verlegen ist, während welcher *Vitrinobrachium breve* das Leben in alpinen Höhen durch klimatische Bedingungen verunmöglicht wurde.

Das Genus *Semilimax* ist in Mitteleuropa von Irland bis nach Siebenbürgen verbreitet.

ZUR PHYLOGENIE DER VITRINIDEN

SIMROTH 1890 (S. 39) machte den Versuch die verschiedenen rezenten Vitriniden phylogenetisch von einander abzuleiten. Er nimmt (S. 37) an, dass sich das Anhangorgan von *Vitrina elongata* (= *Semilimax semilimax*) direkt aus den Körnerdrüsen der *Rhabdocoelidae*, die als Anhangdrüsen der männlichen Kopulationsorgane auftreten, abgeleitet werden können. In der Annahme, dass diese Anhangorgane der *Rhabdocoelidae* mit den Anhangorganen von *Semilimax* homolog seien, schreibt SIMROTH (S. 38—39): „Dennoch dürfte eine Homologie aller dieser Organe, der Rhabdocoeliden sowohl der Pteropoden, mit den verschiedenen Pfeilsäcken der Vitriniden anzunehmen sein — ein altes Organ, das in verschiedener Weise abgeändert ist. Unter solcher Deutung erscheint nicht die einfachste *V. pellucida* als die ursprünglichste, sondern die Gebirgsgruppe *elongata-brevis*; von ihr leitet sich einerseits die *pellucida-diaphana* durch Verlust des Pfeilsackes, anderseits die Westgruppe *major-pelagica* ab durch Übertragung auf die Vagina.“ SIMROTH begründete seine Annahme der Homologie der Anhangorgane der Rhabdocoeliden und *Semilimax* dadurch, dass beide Organe ein ähnliches Sekret, das jedoch von SIMROTH nicht untersucht wurde, absondern sollen, und darauf, dass die Ausführgänge beider Organe chitinisiert sind. Die Tatsache, dass dieses Organ in der ganzen, von SIMROTH angenommenen, Stammreihe von den Rhabdocoeliden bis zu den Vitriniden als männliches Anhangorgan erhalten blieb, um dann bei den Vitriniden plötzlich zu verschwinden oder in die Vagina zu wandern, schien SIMROTH bei der Aufstellung seiner Theorie nicht gestört zu haben. Es besteht die Möglichkeit, dass die Anhangorgane von *Semilimax* und *Vitrinobrachium* eine ähnliche Funktion wie die Vaginalpapille von *Insulivitrina* haben, aber bevor die Sexualbiologie und die Ontogenese der verschiedenen Vitrinenarten besser erforscht sind, dürfen diese Organe nicht als homolog betrachtet werden.

SIMROTH 1890 (S. 33) nimmt *V. brevis* als Stammform anderer Arten an. Er formuliert diese Theorie folgendermassen: „Die *V. brevis* ist an den wärmeren Theilen ihres ursprünglichen Gebiets, das sie bereits entweder vor der Erhebung der Alpen zur jetzigen Höhe oder doch vor der Glacialzeit inne hatte, unverändert ge-

blieben; der Bestandtheil aber, der mit emporgehoben oder in kältere Regionen versetzt wurde, hat sich ein klein wenig, nach der Anatomie, stärker am Integument verändert und stellt jetzt die alpine Gruppe *nivalis-charpentieri-truncata-carniolica* dar." Dem ersten Teil des Satzes, dass sich *V. brevis* seit der Trennung ihrer Verbreitungsareale nur wenig veränderte, stimme ich bei. Wann die Zeit dieser Trennung war, lässt sich nicht fixieren, doch herrschte noch im letzten Interglazial ein Klima, das eine durchgehende Verbreitung über die Alpenkette ermöglicht hätte.

Den zweiten Teil des Satzes hingegen, in welchem SIMROTH *V. breve* als Stammform verschiedener alpiner Arten ansieht, muss ich ablehnen. SIMROTH betrachtete als *V. nivalis* nicht die vorstehend als *Eucobresia nivalis* beschriebene Art, sondern eine Art aus Tirol, die dem Genus *Semilimax* angehört und deren Identität noch nicht festgestellt werden konnte. Nach der Annahme von SIMROTH hätte sich das Genus *Semilimax* in geologisch jüngster Zeit aus dem Genus *Vitrinobrachium* entwickelt. Die viel weitere geographische Verbreitung des Genus *Semilimax* und interglaziale Funde von Arten dieses Genus, die sich von rezenten Schalen nicht unterscheiden, sprechen aber entschieden gegen diese Annahme.

Die Genera der Vitriniden sind Gruppen, die auf Grund des Baues ihrer Genitalorgane aufgestellt wurden. Aus der geographischen Verbreitung dieser Genera kann darauf geschlossen werden, dass einzelne von ihnen ein erhebliches Alter haben. Tatsachen, die den Schluss zulassen, dass einzelne dieser rezenten Genera sich aus anderen, ebenfalls rezenten, Genera entwikkelten, sind keine bekannt. Es kann nicht einmal mit Sicherheit angenommen werden, dass die in der Familie *Vitrinidae* zusammengefassten Genera eine phylogenetische Einheit bilden, da auch die Möglichkeit polyphyletischer Abstammung besteht.

Uns mit der Tatsache, dass die Phylogenese der Vitriniden unbekannt ist, abzufinden, halte ich für richtiger, als unhaltbare Theorien aufzustellen.

LITERATURVERZEICHNIS

1842-46. Agassiz, L. *Nomina systematica Generum Molluscorum.* Nomenclator Zoologicus, Soloduri.

1884. Andreae, A. *Der Diluvialsand von Hangenbieten im Unter-Elsass.* Abh. Geol. Specialkarte von Elsass-Lothringen, 4, Heft 2, S. 1—91, Strassburg.

1929. Baker, H. B. *Nomenclature in the Genus Vitrina.* Nautilus, 42, S. 137, Philadelphia.

1880. Bourguinat, J. R. *Description du nouveau genre Gallandia.* Saint-Germain.

1922. Boycott, A. E. *Vitrina major in Britain.* Proc. malac. Soc. London, 15, S. 123—130, London.

1887. Clessin, S. *Die Molluskenfauna Oesterreich-Ungarns und der Schweiz.* Nürnberg.

1817. Cuvier, C. *Règne animal*, II. Paris.

1801. Draparnaud, J. P. R. *Tableau des Mollusques terrestres et fluviatiles de la France.* Montpellier.

1805. —— *Histoire naturelle des Mollusques terrestres et fluviatiles de la France.* Paris.

1852. Dumont, F. et Mortillet, G. *Histoire des Mollusques terrestres et d'eau douce vivants et fossiles de la Savoie et du Bassin du Léman.* Paris et Genève.

1914. Eckhardt, E. *Beiträge zur Kenntnis der einheimischen Vitriniden.* Jena. Z. Naturw., 51, S. 213—376, Jena.

1933. Ehrmann, P. *Kreis Weichtiere, Mollusca.* In Brohmer, P. Ehrmann, P. und Ulmer, G. *Die Tierwelt Mitteleuropas*, II, Lfg. 1, Leipzig.

1943. Erni, A., Forcart, L. und Härri, H. *Fundstellen pleistocaener Fossilien in der „Hochterrasse" von Zell (Kt. Luzern) und in der Moräne der grössten Eiszeit von Auswil bei Rohrbach (Kt. Bern).* Eclogae Geol. Helveticae, 36, S. 85—124, Basel.

1801. Férussac, J. B. L. *Exposé succinct d'un système conchyliologique.* Mém. Soc. Méd. Emul. Paris, 4, S. 372—402.

1802. —— *Ueber eine neue Thierart, welche die Gattungen Limax und Helix mit einander vereinigt, Helix Semilimax.* Naturf. Halle, 29, S. 236—241.

1807. —— *Essai d'une méthode conchyliologique appliquée aux Mollusques terrestres et fluviatiles.* Paris.

1821. Férussac, A. E. J. P. J. F. *Tableau systématique des animaux Mollusques.* Paris et Londres.

1820-51. —— et Deshayes, G. P. *Histoire naturelle générale et particulière des Mollusques terrestres et fluviatiles.* Paris.

1934. Fiebiger, P. *Zur geographischen Verbreitung von Vitrinopugio kotulae Westerl.* Arch. Molluskenk., 66, S. 17—28, Frankfurt a/M.

1837. Forbes, E. *On the comparative elevation of Testacea in the Alps.* Mag. Zool. Bot., 1, S. 257—259, Edinb.

1930. Forcart, L. *Die Molluskenfaunen der Talschaften der Moesa, des Liro, der Mera des Hinterrheins und des Inns und ihre Zusammenhänge über die Wasserscheiden.* Rev. Suisse Zool., 37, S. 435—612, Genève.

1935. Gerhardt, U. *Weitere Untersuchungen zur Kopulation der Nacktschnecken.* Z. Morphol. Oekol., 30, S. 297—332, Berlin.

1936. —— *Weitere Untersuchungen zur Kopulation der Stylommatophoren.* Z. Morphol. Oekol., 31, S. 433—442, Berlin.

1856. Gredler, V. *Tirols Land- und Süsswasserconchylien.* Verh. zool. bot. Ver. Wien, 6, S. 25.

1923. Hesse, P. *Beiträge zur näheren Kenntnis der Familie Vitrinidae.* Arch. Molluskenk., 55, S. 1—25, 81—115, 129—145, Frankfurt a/M.

1924. Hesse, P. *Kritische Fragmente.* Arch. Molluskenk., 56, S. 226—230, Frankfurt a/M.

1932. Hoffmann, H. *Ueber eine Vitrinide aus dem Riesengebirge.* Arch. Molluskenk., 64, S. 197—207, Taf. 15, Abb. 1—3, Taf. 16, Abb.1, Frankfurt a/M.

1892. Ihering, H. *Morphologie und Systematik des Genitalapparates von Helix.* Z. wiss. Zool., 54, S. 386—520, Leipzig.

1929. Künkel, K. *Experimentelle Studie über Vitrina brevis Fér.* Zool. Jb. Physiol., 46, S. 575—626, Jena.

1933. —— *Vergleichende experimentelle Studie über Vitrina elongata Drap. und Vitrina brevis Fér.* Zool. Jb. Physiol., 52, S.-399—432, Jena.

1938. Lohmander, H. *Landmollusken aus Island gesammelt von Dr. Carl H. Lindroth (1929).* Götheborg. Vetensk. n. Handl., Ser. B 6, 2.

1874. Martens, E. *Mollusca* in Fedtschenko, A.: *Reise nach Turkestan*, 2. Teil 1. Nachr. Ges. Fr. Naturw. Moskau, 11.

1923. Mermod, G. *Notes sur Vitrina annularis Stud. et Gallandia conoidea Mart.* Rev. Suisse Zool., 30, S. 309—316, Genève.

1930. Mermod, G. *Gastéropodes.* Fasc. 18 du Catalogue des Invertébrés de la Suisse. Genève.

1852. Moquin-Tandon, M. A. *Observation sur l'appareil génital de la Vitrine transparente.* J. Conch. Paris, 3, S. 241—243.

1855. —— *Histoire naturelle des Mollusques terrestres et fluviatiles de France.* Paris.

1774. Müller, O. F. *Vermium terrestrium et fluviatilium*, 2, Havnia et Lipsia.

1937. Odhner, N. H. *Little known Land Mollusca from Madeira and La Palma.* Proc. Malac. Soc. London, 22, S. 353—362.

1931. *Opinions rendered by the International Commission of Zoological Nomenclature. Opinion 119.* Smithon. Misc. Coll., 73, No. 7, S. 23, Washington.

1878. Paulucci, M. *Matériaux pour servir à l'étude de la faune malacologique terrestre et fluviatile de l'Italie et de ses îles.* Paris.

1911. Piaget, J. *Mollusques recueillis dans la région supérieure du Val d'Hérens (Valais, Suisse).* Rameau de Sapin, 45, S. 30—32, 40, 46—47, Neuchâtel.

1913. —— *Malacologie alpestre.* Rev. Suisse Zool., 21, S. 439—576, Genève.

1919. —— *Introduction à la Malacologie valaisanne.* Bull. Murithienne, 40, S. 86—186, Sion.

1884. Polloneba, C. *Monografia del Genere Vitrina.* Atti Acc. Sci. Torino, 19, S. 412—432.

1903. Scharff, R. F. *Some remarks on the Atlantis Problem.* Proc. R. Irish Ac., 24 B, Dublin.

1870. Semper, C. *Reisen im Archipel der Philippinen*, 2. Teil, Wiss. Resultate, 3, *Landmollusken.* Wiesbaden.

1885. Simroth, H. *Ueber den Liebespfeil der Vitrinidae.* SB. Naturf. Ges. Leipzig, 12, S. 6—7.

1890. —— *Beiträge zur Kenntnis der Nacktschnecken.* N. Acta Ac. Leop., 54, S. 1—91.

1917. Soòs, L. *Zur systematischen Anatomie der ungarischen Pulmonaten.* Ann. Mus. Nat. Hungarici, 15, S. 1—165, Budapest.

1859. Stabile, J. *Description de quelques coquilles nouvelles ou peu connues. Vitrina Charpentieri Stabile.* Rev. Mag. Zool. Guérin Paris, Ser. 2, 11, S. 419—422.

1820. Studer, S. *Kurzes Verzeichnis der bis jetzt in unserm Vaterlande entdeckten Conchylien.* Naturw. Anz. Schweiz. Ges., 3, S. 83—94, Bern.

1883. Westerlund, C. A. *Malakologische Miscellen.* Jb. Dtsch. malak. Ges., 10, S. 51—72, Frankfurt a/M.

1886. Wiegmann, F. *Der sogenannte Liebespfeil der Vitrinidae.* Jb. Dtsch. malak. Ges., 13, S. 74—95, Frankfurt a/M.

ALPHABETISCHES NAMENSVERZEICHNIS

alpina Koch, *Vitrina draparnaldi* var. 644
alpina Stenz, *Vitrina* 639
alpinus (Koch), *Phenacolimax* 644
alpinus (Stenz), *Phenacolimax pellucidus* var. 639
annularis Stud., *Hyalina* 658
annularis (Stud.), *Oligolimax* 658
annularis (Venetz), *Phenacolimax* 658
audebardi Fér., *Helicolimax* 652
breve (Fér.), *Vitrinobrachium* 661
brevis Fér., *Helicolimax* 661
brevis (Fér.), *Vitrinopugio* 661
charpentieri Stab., *Vitrina* 644
conoidea Mart., *Vitrina* 658
diaphana (Drap.), *Eucobresia* 641
diaphana Drap., *Vitrina* 641
diaphana Piaget, *Vitrina* 648
diaphanus (Drap.), *Phenacolimax* 641
draparnaldi Cuv., *Vitrina* 652
elongata Drap., *Vitrina* 664
elongatus (Drap.), *Vitrinopugio* 664
Eucobresia Baker 641
Gallandia Bgt. 658
glacialis (Forbes), *Insulivitrina* 654
glacialis (Forbes), *Phenacolimax diaphanus* var. 654
glacialis Forbes, *Vitrina* 654
goeotiformis Poll., *Vitrina* 666
goeotiformis (Poll.), *Vitrinopugio* 666
Helico-limax Fér. 638
Insulivitrina Hesse 654
kochi Forc., *Phenacolimax* 648
kotulae (Wstld.), *Semilimax* 666
kotulae Wstld., *Vitrina* 666
major Fér., *Helico-Limax* 652
major (Fér.), *Phenacolimax* 652
major (Fér.), *Vitrina* 652
nivalis (Dum. u. Mort.), *Eucobresia* 644

nivalis Dum. u. Mort., *Vitrina* 644
nivalis (Dum. u. Mort.), *Vitrinopugio* 644
nivalis Ehrm., *Semilimax* 648
nivalis Forc., *Vitrinopugio* 666
Oligolimax Fischer 658
pegorarii (Poll.), *Eucobresia* 648
pegorarii Poll., *Vitrina* 648
pellucida Drap., *Vitrina* 652
pellucida Müller, *Helix* 639
pellucida (Müller), *Vitrina* 639
pellucidus (Müller), *Phenacolimax* 639
Phenacolimax Hesse 638
Phenacolimax Stabile 651
sapinea Piaget, *Vitrina elongata* Drap. var. 666
Semilimax Agassiz 663
Semilimax Hesse 641
semilimax Fér., *Helix* 664
semilimax (Fér.), *Semilimax* 664
Vitrina Drap. 638
Vitrina Hesse 651
Vitrinobrachium Künkel 660
Vitrinopugio Ihering 663

TAFELERKLÄRUNG

Fig. 1. — *Vitrina pellucida* (Müll.). Kanton Schaffhausen, Schleitheim, ca. 500 m ü. M. (Mus. Basel 376 *x*).

Fig. 2. — *Vitrina pellucida* (Müll.). Kanton Bern, bei der Station Eigergletscher, ca. 2200 m ü. M. (Mus. Basel, leg. L. F. 26.7.43).

Fig. 3. — *Eucobresia diaphana* (Drap.). Kanton Waadt, Alp Anzeindaz, 2000 m ü. M. (Mus. Basel 375 *bh*, leg. L. F. 24.9.43).

Fig. 4. — *Eucobresia nivalis* (Dum. u. Mort.). Kanton Waadt, Alp Anzeindaz, 2000 m ü. M. (Mus. Basel 378 *c*, leg. L. F. 24.9.43).

Fig. 5. — *Eucobresia pegorarii* (Poll.). Kanton Wallis, Riffelberg, 2600 m ü. M. (Mus. Basel 4683 *a*, leg. L. F. 8.8.43).

Fig. 6. — *Phenacolimax major* (Fér.). Kanton Genf, Nant Cayla, ca. 400 m ü. M. (Mus. Genf, leg. Dr. J. Favre).

Fig. 7. — *Insulivitrina glacialis* (Forbes). Kanton Wallis, Gemmipass beim Daubensee, 2250 m ü. M. (Mus. Basel 4682 *h*, leg. L. F. 5.8.43).

Fig. 8. — *Oligolimax annularis* (Stud.). Kanton Wallis, Sitten, 550 m ü. M. (Mus. Basel, 2000 *k*, leg. L. F. 26.9.43).

Fig. 9. — *Oligolimax annularis* (Stud.). Anatolien, Vilayet Kayseri, Talar SO von Kayseri, 1240 m ü. M. (Mus. Basel, 2000 *h*, leg. L. F. 19.5.36).

Fig. 10. — *Vitrinobrachium breve* (Fér.). Kanton Tessin, Capolago, ca. 300 m ü. M. (Mus. Basel 1049 *b*, leg. Dr. L. Eder 1918).

Fig. 11. — *Semilimax semilimax* (Fér.). Oesterreich (Mus. Basel 379 *a*).

Fig. 12. — *Semilimax kotulae* (Wstld.). Kanton Wallis, Riffelalp, 2200 m ü. M. (Mus. Basel 4663 *g*, leg. L. F. 9.8.43).

1
2
3
4
5
6a
6b
6c

7
8
9
10
11
12
5mm

BULLETIN-ANNEXE

DE LA

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

(TOME 51)

Juin 1944

Generalversammlung

der

Schweizerischen Zoologischen Gesellschaft

abgehalten in Zürich, am 25. und 26. März 1944
im Zoologischen Institut der E.T.H.

unter dem Vorsitz von

Prof. Dr. J. SEILER.

Samstag, den 25. März 1944.

GESCHÄFTSSITZUNG

Beginn: 15 Uhr, 15.

Der Jahrespräsident begrüsst die Gesellschaft und gibt seiner Freude darüber Ausdruck, dass die Schweiz. Zoologische Gesellschaft das Zoologische Institut der E.T.H. mit ihrem Besuch beehrt. Er orientiert kurz über die Geschichte seines Institutes.

1. Jahresbericht des Präsidenten.

Anlässlich der Jahresversammlung der S. N. G., fand am 29. August 1943 in Schaffhausen eine wissenschaftliche Sitzung statt. An derselben referierten über ihre Untersuchungen: R. Matthey, Lausanne; S. Aubert et R. Matthey, Lausanne; J. Seiler, Zürich; P. Steinmann, Aarau; P. Gasche, Basel; H. Steiner, Zürich; E. Hadorn und A. Lachenal, Zürich und Genf; F. Baltzer, Bern; und G. Töndury, Zürich.

Subventionen: Der Umsicht des Zentralvorstandes der S.N.G. haben wir es wiederum zu verdanken, dass der Schweiz. Zoologischen Gesellschaft auch für das Jahr 1944 eine Bundessubvention im Betrag von Fr. 2500.— gewährt wurde. Dem Eidgenössischen Departement des Innern sind wir für diese Unterstützung unserer Tätigkeit zu wärmstem Dank verpflichtet.

Revue suisse de Zoologie: Der im Berichtsjahr erschienene Band 50 unserer Zeitschrift ist ein Spiegelbild der vielseitigen Arbeit der Schweizer Zoologen. Er enthält den Grossteil unserer wissenschaftlichen Tätigkeit. Der Band umfasst 656 Seiten, enthält 26 Arbeiten mit 1 Tafel und 242 Abbildungen.

Die Arbeitsplätze an den zoologischen Stationen Neapel und Roscoff konnten auch im Berichtsjahr, des Krieges wegen, nicht benützt werden.

Erforschung des Nationalparkes: Der Präsident der wissenschaftlichen Kommission des Nationalparkes, Prof. Handschin, Basel, macht darauf aufmerksam, dass über die Tätigkeit der schweizerischen Zoologen im Nationalpark in den Verhandlungen der S.N.G. berichtet worden ist, und eine Wiederholung dieses Berichtes deshalb unterbleiben kann.

2. Kassabericht.

Der Bericht des Kassiers über das Jahr 1943/44 wird einstimmig genehmigt, obwohl der Bericht der abwesenden Revisoren nicht vorlag.

Rapport du trésorier.

Cotisations et mutations. — La dernière liste publiée portait 172 membres dont 170 cotisants, sur lesquels 15 habitent l'étranger. Trois membres à l'étranger ont fait acquitter leur cotisation 1943. Douze autres n'ont pas été en mesure de le faire. La question des cotisations en souffrance devra faire l'objet d'une décision dès que la situation internationale le permettra.

Nous avons enregistré la démission régulière de 5 membres. Ce sont: Mmes Dr Hediger-Zurbuchen, Buser-Leuenberger, Dr Jacquerod-Rivier et MM. Dr Murisier et Wendnagel.

Trois membres n'ont pas acquitté leur cotisation et n'ont pas manifesté l'intention de le faire, ils doivent être considérés comme démissionnaires, ce sont Mme Dr Coninx-Girardet et MM. Dr H. Weber et Dr V. de Roche.

Nous avons eu le regret d'enregistrer le décès de M. L. Mossaz. M. Mossaz n'a malheureusement été membre de notre société que pendant quelques semaines.

A la fin de l'exercice 1943, nous comptions 163 membres dont 161 cotisants.

Compte rendu financier.

Compte 1943	*Doit*	*Avoir*
Solde en caisse 1942	287,61	
Solde Pictet & Cie 1942	751,85	
Cotisations	1.057,77	
Intérêts des titres moins frais	180,40	
Subside fédéral	2.500,—	
Prélevé sur compte de dépôts	150,—	
Frais généraux		266,05
Subsides accordés		900.—
Subside fédéral versé à *Revue suisse de Zoologie*		2.500,—
Versé au compte de dépôts		150,—
Versé au nouveau compte de chèques .		750,—
Solde en caisse décembre 1943		29,33
Solde à nouveau Pictet & Cie		332,25
	4.927,63	4.927,63

Capital au 31 décembre 1943:

Livret de dépôts no 12721 Soc. Banque Suisse .	1.678,30
Pictet & Cie:	
Fr. 4.000 Oblig. 3½% Ville de Genève . . .	3.960,—
10 Oblig. Danube-Save-Adriatique	80.—
3 Scrips Lombards	—
Fr. 2.019,15 créance Banque Escompte Suisse	121,—
	5.839,30

Cotisation 1944 et compte de chèques:

J'ai fait ouvrir, au nom de la Société zoologique suisse, un compte de chèques:

Genève I 8975

Les membres trouveront, encartée dans le bulletin-annexe de la Revue une formule avec laquelle ils pourront s'acquitter de leur cotisation. Je remercie d'avance ceux qui verseront leur cotisation sans se faire prier. Ils me faciliteront grandement la tâche en ne m'obligeant pas au travail fastidieux qu'entraînent les rappels.

Le trésorier:

E. Dottrens.

Rapport des commissaires-vérificateurs.

Les soussignés se sont réunis le 26 janvier 1944 pour vérifier les comptes de la Société Zoologique Suisse pour l'année 1943.

Un examen général et des pointages leur ont révélé l'exactitude des comptes et la concordance entre les écritures et les pièces justificatives.

Les vérificateurs proposent donc à l'Assemblée de ratifier les comptes de 1943 et d'en donner décharge au trésorier, avec remerciements pour son excellente gestion.

Les vérificateurs:

J. de Beaumont. P. Bovey.

3. Budgetvoranschlag.

Le trésorier propose que le solde actif qui s'élève à 1.111 fr. 58 soit affecté comme suit:

Subside à la *Revue suisse de Zoologie* . . .	Fr.	600,—
Subside à la Station de Sempach	»	150,—
Tirés à part de la *Revue*	»	150,—
Frais généraux	»	211,58
	Fr.	1.111,58

Der Budgetvoranschlag des Kassiers für 1944/45 wird ebenfalls einstimmig genehmigt.

Die Subvention, die der Vogelwarte Sempach auch dieses Jahr wieder bewilligt wird, veranlasst den bisherigen Vertreter der Zoologischen Gesellschaft in der Kommission der Vogelwarte, Herrn Prof. A. Portmann, darauf aufmerksam zu machen, dass sein Mandat abgelaufen sei. Die Generalversammlung spricht ihm sein Vertrauen aus und bittet ihn, die Vertretung neu zu übernehmen.

Im Zusammenhang mit der Budgetberatung wird ein Antrag der Jungzoologen, vertreten durch Herrn M. Fischberg, cand. phil., Zool. Institut der Universität Zürich, verlesen:

„Der jährliche Mitgliederbeitrag der Schweizerischen Zoologischen Gesellschaft ist für immatrikulierte Zoologiestudenten der schweizerischen Hochschulen auf die Hälfte herabzusetzen."

Der Vorstand empfielt die Annahme des Antrages. Die Versammlung stimmt dem Antrag im Prinzip zu, hält es aber für notwendig, den Begriff „Jungzoologe" näher zu umschreiben. Man einigt sich dahin, dass die Institutionsvorsteher darüber wachen sollen, bis zu welchem Zeitpunkt einem Mitglied die Reduktion des Jahresbeitrages gewährt werden kann. In der Regel wird die Vergünstigung bis zum Abschluss der Studien gewährt.

4. Mutationen.

Über die während des Jahres Verstorbenen macht der Kassier Mitteilung. Zuzufügen ist, dass unser früheres Mitglied Dr. Konrad Bretscher, gewesener P.D. für systematische Zoologie an der Universität und E.T.H. Zürich, am 9. Juli 1943 verstorben ist.

Weiter berichtet der Kassier über Austritte.

5. Neuanmeldungen.

Dr. J. A. Weber, Prof. für Anatomie, Universität, Genf; Frl. M. Narbel, cand. phil., Laboratoire de Zoologie et d'Anatomie comparée, Lausanne; K. Sprenger, cand. phil., Zool. Anstalt, Basel; A. N. Aboim, Lissabon, Zool. Anstalt, Basel; Dr. Böni, Gymnasiallehrer, Basel; Hans Graber, Sekundarlehrer, Zürich, Corrodistr. 7; Albert Tobler, cand. phil., Zürich, Lavaterstrasse; Joseph Koch,

cand. phil., Zug, Neugasse 15; J. Florin, cand. phil., Zool. Inst. E.T.H.; E. Humbel, cand. rer. nat., Brugg, Bahnhofplatz; Alfred Bretscher, cand. phil., Zool. Inst., Bern.

Nach einstimmiger Zulassung sämtlicher Kandidaten begrüsst der Vorstand die neuen Mitglieder.

6. Wahl des Jahresvorstandes.

Die Jahresversammlung ernennt einstimmig Prof. Dr. R. Matthey als Präsident, Prof. J. de Beaumont als Vicepräsident, Frl. M. Narbel als Sekretärin.

7. Wahl der Rechnungsrevisoren.

Da der zweite Revisor infolge seiner Wahl in den Vorstand ausscheidet, ist die Wahl eines zweiten Rechnungsrevisoren notwendig. Die Gesellschaft wählt einstimmig Dr. P. Revilliod und bestätigt den andern Revisor, P. Bovey, für eine neue Amtsdauer.

8. Varia.

Nichts.

WISSENSCHAFTLICHE SITZUNG

Samstagnachmittag, den 25. März.

F. E. Lehmann, Bern: *Stoff, Struktur und Form in der Embryonalentwicklung der Tiere.*

R. Geigy und A. N. Aboim, Basel: *Gonadenentwicklung bei Drosophila nach frühembryonaler Ausschaltung der Geschlechtszellen.*

M. Meyer-Holzapfel, Bern: *Zur Psychologie des „Heims" bei Ellritzen.*

H. Mislin, Basel: *Probleme der Herzautomatie.*

P. Gasche, Basel (Filmvorführung): *Der südafrikanische Krallenfrosch (Xenopus laevis D.).*

Sonntag, den 26. März.

G. Dubois, Neuchätel: *Un nouveau genre de Proterodiplostomidae (Trematoda) et une nouvelle clé de détermination des Diplostomes de Crocodiliens et de Chéloniens.*

F. Strauss, Bern: *Die Bedeutung des placentaren Blutbeutels in vergleichender Betrachtung.*

G. Töndury, Zürich: *Zum Feinbau des Chorionepithels der Schweineplacenta.*

S. Rosin, Bern: *Die Fibrillärstruktur der Grenzlamelle der Kutis bei Amphibienlarven.*

J. Kälin und L. Knüsel, Freiburg: *Über die Krallen der Crocodiliden.*

J. Kälin und L. Knüsel, Freiburg: *Über die Lokomotion der Crocodiliden.* Mit Film.

M. Reiff, Zürich: *Fertilitätstypen bei Selektionsstämmen von Drosophila melanogaster und ihr Verhalten bei Kreuzungen.*

H. Gloor, Zürich: *Phänokopie einer Letalmutante (Crc) von Drosophila melanogaster.*

E. Hadorn und H. Graber, Zürich: *Über einen Drosophilastamm mit veränderten Spermatheken.*

M. Fischberg, Zürich: *Veränderungen der Chromosomenzahl bei Triton alpestris nach Kälte — Behandlung der Eier.*

E. Heiz, Basel: a) *Über die Riesenkerne der Schnecken und Asseln.* b) *Der Bau des Spermienkopfes von Goniodiscus rotundatus.*

K. Schäffer, Basel: *Zur Diagnose der Eliminationssubstanz bei der Eireifung von Schmetterlingen (Solenobia).*

J. Seiler, Zürich: *Die Zytologie eines parth. Rüsselkäfers, Otiorrhynchus sulcatus.*

Das gemeinsame Nachtessen fand auf Einladung der E.T.H. und der Universität in den Zimmerleuten statt. Als Vertreter der E.T.H. erschien der Rektor Prof. Dr. F. Tank und als Vertreter der Universität der Dekan der philologischen Fakultät II, Prof. Dr. A. U. Däniker. Am Sonntag fand ein gemeinsames Mittagessen statt, während welchem Prof. Baltzer dem Jahresvorstand dankte für die Vorbereitung und Durchführung der Tagung.

Der Jahresvorstand:

J. Seiler, *Präsident.* H. Steiner, *Vicepräsident.*

E. Hadorn, *Sekretär.*

LISTE DES MEMBRES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

23 mai 1944.

Président d'honneur:

*Penard, Eugène, Dr ès Sc., rue Töpffer, 3, Genève.

A. Membre à vie:

*Naef, R.-M., Thun.

B. Membres ordinaires:

1) *Aboim, A. N., cand. phil., Instituto de Histologia da Faculdade de Medicina, Lisboa, Portugal.
*Altherr, E., Dr, Prof. au Collège, Aigle (Vaud).
André, E., Prof. Dr, rue Samuel-Constant, 4, Genève.
Aubert, S., lic. sc., Laboratoire de Zoologie, Université, Lausanne.
Baer, J. G., Prof. Dr, Institut de Zoologie, Université, Neuchâtel.
Baltzer, F., Prof. Dr, Zoolog. Inst. der Universität, Bern.
Barbey, Aug., Dr, Expert-Forestier, 10, rue Beauséjour, Lausanne.
Bäschlin, C., Dr, Seminarlehrer, Aarau.
*Baudin, L., Dr, chemin de la Rosière, Lausanne.
Baumann, F., Prof. Dr, Naturhist. Museum, Bern.
Baumeister, L., Dr, St. Gallerring 87, Basel.
Beaumont (de), J., Prof. Dr, Labor. de Zoologie, Université, Lausanne.
*Beyer, R., Frl. Dr, Kaiser Wilhelm Institut für medizinische Forschung, Heidelberg.
1) *Binder, E., Laboratoire de Zoologie, Université, Genève.
1) *Binder-Neeser, J., Mme, Laboratoire de Zoologie, Université de Genève.
*Bischler, V., Mlle, Dr, Avenue de Champel, 19 *a*, Genève.
Blanc, M., lic. sc., Sablons 33, Neuchâtel.
Bloch, J., Prof. Dr, Burgunderstrasse 331, Solothurn.
Bloch-Weil, S., Frau Dr, Steinenring 19, Basel.
Blome, A., Elsässerstrasse 44, Basel.
Bluntschli, H., Prof. Dr, Anatomisches Institut der Universität, Bern.

Böni, Dr, Gymnasiallehrer, Zool. Anstalt, Universität, Basel.
*Bösiger-Ensner, E., cand. phil., Kasernenstrasse 34, Basel.
Bovey, P., Dr, Entomologiste Stat. féd. essais vit., Lausanne.
1) *Bretscher, Alfred, cand. phil., Zool. Institut, Universität, Bern.
*Brocher, J.-E.-W., Dr, place Claparède 5, Genève.
Büchi, Otmar, Dr, Conservateur du Musée d'hist. nat. Fribourg, Vignettaz, 60, Fribourg.
Burckhardt, Gottl., Dr, Hirzbodenweg 98, Basel.
*Bürger, André, Assistant, Institut Zool., Université, Neuchâtel.
Carl, J., Dr, Sous-Directeur du Muséum d'Histoire naturelle, Genève.
Chappuis, P.-A., Dr phil., Université, Barlangkutató Intézete Kolozsvár (Hongrie) (p. a. MM. A. Sarasin & Cie, case postale 1, Basel).
Cuony, Jean-Auguste, pharmacien, av. de la Gare, Fribourg.
*Curry, H. A., Dr, Blumenstrasse 12, München 55 (Bayern).
Delachaux, Th., Dr, Prof. au Gymnase, Chemin à Jean, Corcelles (Neuchâtel).
Dohrn, R., Prof. Dr, Via Crispi 92, Naples (Italie).
Dottrens, E., Dr sc., Muséum d'Histoire naturelle, Genève.
Du Bois, A.-M., Mlle, Dr, Laboratoire d'histologie, Ecole de médecine, Genève.
Dubois, G., Dr, faub. du Crêt 23, Neuchâtel.
Duerst, J. Ulr., Prof. Dr, Tierspital, Bern.
*Eder, L., Dr, Lehrer, Spalenring 67, Basel.
Erhard, H., Prof. Dr, Zoolog. Institut, Luisenstr. 14, München.
Escher, K., Prof. Dr, Hinterbergstrasse 68, Zürich.
Faes, H., Dr, Directeur Station fédérale essais viticoles, Montagibert, Lausanne.
Fankhauser, G., Dr, Dept. of Zoology, Princeton University, Princeton, N.J., U.S.A.
Favre, J., Dr, Muséum d'Histoire naturelle, Genève.
Ferrière, Ch., Dr, route de Florissant 45 *ter*, Genève.
1) *Fischberg, Michael, cand. phil., Zoolog. Institut, Universität, Zürich.
1) *Florin, J., cand. phil., Zool. Institut E.T.H., Zürich.
Forcart, L., Dr, Custos, Naturh. Museum, Basel.
*Frei-Goessler, Frau Dr, Castel Riant en Manfroi, Nyon (Vaud).
Fuhrmann, O., Prof. Dr, Université, Neuchâtel.
Gasche, P., Dr, Gesellschaft für Chemische Industrie « Ciba », Basel.
Geigy, R., Dr, Prof., Riehenstrasse 394, Basel.
Gerber, A., Dr, Niederholzstr. 65, Riehen (Basel).
Gisi, Julie, Fräul. Dr, Lehrerin an der Töchterschule, Burgunderstr. 40, Basel.
*Gisin, Hans, cand. phil., Römerfeldstrasse 1, Riehen (Basel).
Gisin, Hermann, Dr, Muséum d'Histoire naturelle, Genève.
*Gloor, H., Dr, Winterthurerstrasse 52, Zürich.
Graber, Hans, Sekundarlehrer, Corrodistrasse 7, Zürich.
1) *Grob, Hans, cand. phil., Pfäffikon (Zürich).

*Guénin, A., Assistant, Institut Zool., Université, Lausanne.
*Güntert, H., Dr, Institut Zoologique, Université, Fribourg.
Guyénot, E., Prof. Dr, Laboratoire de Zoologie, Université, Genève.
Hadorn, E., Prof. Dr phil., Zool. Inst. Universität, Zürich.
1) *Haller, P. H., cand. phil., Zool. Anstalt, Universität, Basel.
Hämmerli-Boveri, Victoire, Frau Dr, Chur.
Handschin, Ed., Prof. Dr, Missionsstr. 9, Basel.
Hediger, H., Prof. Dr, Zoolog. Garten, Basel.
*Hofmann, Felix, Direktor des Zool. Gartens, Allmend Fluntern, Zürich.
Hofmänner, Barthol., Dr, Prof. au Gymnase, Bois Gentil 7, La Chaux-de-Fonds.
*Huber, A., Dr, Lehrer am Realgymnasium, Holeeletten 20, Basel.
1) *Huber, W., cand. phil., Reiserstrasse 59, Olten.
*Hübscher, H., Dr, Reallehrer, Feldstrasse 17, Schaffhausen.
1)* Humbel, E., cand. rer. nat., Bahnhofplatz, Brugg.
1) *Jenny, Werner, cand. phil., Scheuchzerstrasse 167, Zürich.
Kaelin, J., Prof. Dr, Pérolles 24, Fribourg.
Keiser, Fred., Dr, Kluserstrasse 2, Basel.
Knopfli, W., Dr, Stauffacherstrasse 9, Zürich.
1)* Koch, Albert, cand. phil., Neugasse 15, Zug.
1) *Kocher, Cl., cand. phil., Zool. Anstalt, Universität, Basel.
*Krebser, W., Buchhändler, Thun.
Küenzi, W., Dr, Gymnasiallehrer, Kistlerweg 34, Bern.
1) *Lachenal, Ariane, Mlle, stud. phil., 86, route de Florissant, Genève.
Lehmann, F. E., Prof. Dr, Willadingweg 32, Bern.
Lessert (de), R., Dr, Buchillon (Vaud).
Linder, C., anc. prof., Dr, avenue du Mont-d'Or, 31, Lausanne.
* Lüscher, M., Dr, Schosshaldenstrasse 38, Bern.
* Lutz, H., Dr, Stolzestrasse 27, Zürich 6.
Matthey, R., Prof. Dr, Institut de Zoologie, Université, Lausanne.
Mermod, G., Dr, Muséum d'Histoire naturelle, Genève.
Meyer, Frieda, Fräul., Dr, Weiningerstrasse 27, Dietikon (Zürich).
Meyer-Holzapfel, M., Frau Dr, Reutigenweg 3, Muri, Bern.
Michel, F., Dr, Karl Koehstrasse 8, Thun.
Mislin, H., Dr, Kilchgrundstr. 36, Riehen (Basel).
Monard, A., Prof. Dr, Musée d'Histoire naturelle, La Chaux-de-Fonds.
Montet, Gabrielle, Mlle, Dr, Naturhist. Museum, Bern.
Morgenthaler, O., Dr, Landwirtsch. Versuchsanstalt, Bienenabteilung, Bern-Liebefeld.
Müller, R., Dr, Lehrer, Helvetiastrasse 21, Bern.
Nadig, A., Dr jur., Haldenhof, Chur.
Nadig, Ad., Dr, Splügenstrasse 10, Chur.
Naef, A., Prof., Dr, rue Pasteur 8, Héliopolis (Egypte).
1)* Narbel, M., Mlle, cand. sc., Labor. Zool. et Anat., Université, Lausanne.
Neeracher, F., Dr, Florastrasse 6, Basel.

*Neukomm, Serge, cand. med., avenue de la Sallaz 16, Lausanne.
Noll, H., Dr, Paradiesenhofstrasse 103, Basel.
Nüesch, H., Dr, Zool. Anstalt, Universität, Basel.
1) *Ochsé, W., cand. phil., Zoolog. Anst. Universität, Basel.
*Perrot, J.-L., Dr, Le Verex, Allaman (Vaud).
*Perrot, M., Dr, Zoolog. Department Missouri University, Columbia (Miss.), U.S.A.
Peyer, Bernh., Prof., Dr, Rosenbühlst. 28, Zürich.
Pictet, Arnold, Dr, route de Lausanne 102, Genève.
*Piquet, J. Mlle, Dr, 25, boulevard Georges-Favon, Genève.
*Plattner, W., Dr, Schneebergstrasse 4, St. Gallen.
*Ponse, Kitty, Mlle, Prof. Dr, Institut de Zoologie, route de Malagnou, 154, Genève.
Popoff, N., Prof. Dr, Ecole de Médecine, Lausanne.
Portmann, Ad., Prof. Dr, Zool. Anst., Universität, Basel.
*Pruvot-Fol, Mme, Dr, rue de Fontenay 12, Sceaux, Seine (France).
Reichensperger, Aug., Prof., Dr, Zoolog. Institut, Universität, Bonn a/Rhein.
1) *Reiff, M., cand. phil., Florastrasse 1, Zürich.
*Reinhardt, O., Dr., Neptunstrasse 45, Zürich 1.
Revilliod, Pierre, Dr, Directeur du Muséum d'Histoire naturelle, Genève.
Rey, A., Dr, 3, rue de l'Hôtel-de-Ville, Genève.
*Rosin, S., Dr, Zool. Institut, Universität, Bern.
1) *Sandreuter, Frl. H., cand. phil. Aeschenstrasse 20, Basel.
*Schäffer, Käthe, Frl., Dr, Zoolog. Anstalt, Universität, Basel.
Schäppi, Th., Dr, Sprensenbühlstrasse 7, Zürich 7.
Schaub, S., Dr, Kleinhüningerstr. 188, Basel.
Schenkel, E., Dr, Lenzgasse 24, Basel.
1) Schifferli, A., cand. phil., Sempach.
Schinz, H. R., Prof. Dr., Kurhausstrasse 78, Zürich.
Schmassmann, W., Dr, Bezirkslehrer, Liestal.
Schmelz, O., médecin-dentiste, rue Léopold Robert, 64, La Chaux-de-Fonds.
*Schmid, H., Dr med., Biel.
*Schmidt-Ehrenberg, L., Fräul. Dr, Susenbergstrasse 93, Zürich.
Schneider, Gust., Präparator, Grenzacherstrasse 67, Basel.
Schneider-Orelli, O., Prof., Dr, Entomolog. Institut der Eidgen. Techn. Hochschule, Zürich.
Schönmann, W., Dr., Schützengasse 86, Biel.
Schopfer, W. H., Prof. Dr., Jubiläumstr. 57, Bern.
Schotté, O., z. Z. Amherst College, Mass. (U.S.A.).
*Schreyer, O., Dr, Seminar, Hofwil, Kt. Bern.
Seiler-Neuenschwander, J., Prof., Dr, Zoologisches Institut, E.T.H., Zürich.
1) *Sprenger, K., cand. phil., Zool. Anstalt, Universität, Basel.
Stäuble, Aloys, Dr., Missionshaus Bethlehem, Immensee.

*Stauffer, Erwin, Dr, Alpenstrasse 58, Biel.
Steiner-Baltzer, A., Dr, Gymn.-Lehrer, Rabbentalstrasse 51, Bern.
Steiner, G., Dr, Division of Nematology, Bureau of Plant Industry, Dept. of Agriculture, Washington (U.S.A.)
Steiner, H., Prof. Dr, Heilighüsli 10, Zürich 7.
Steinmann, P., Dr, Prof. a. d. Kantonsschule, Aarau.
Stohler, R., Dr, 1584, Milvia Str., Berkeley, Californie (U.S.A.)
*Stoll, Eva, Frl., Dr, Weinplatz 3, Zürich 1.
*Stoutz (de), Huguette, Mlle, 7, rue de l'Evêché, Genève.
Strauss, F., Dr, Anat. Institut, Bühlstrasse 26, Bern.
*Sutter, E., Dr, Zool. Institut, Universität, Zürich.
*Szepsenwol, Dr J., Instituto di Anatomia, Univ., Calle Cangallo 2447, Buenos Aires, Resp. Argentina.
Theiler, A., Prof., Dr, Kantonsschule, Luzern.
1) *Tobler, Albert, cand. phil., Lavaterstrasse, Zürich.
Töndury, G., Prof. Dr, Keltenstrasse 37, Zürich 7.
*Ulrich, H., Dr, Zool. Institut, Universität, Göttingen (Allemagne).
Vallette, M., Mlle, Dr, boulevard de la Tour, 14, Genève.
Vonwiller, P., Dr, Kant. Pflegeanstalten, Rheinau (Zürich).
Walter, Ch., Dr, Lehrer, Bättwilerstrasse 2, Basel.
Weber, J.-A., Prof. Dr, Institut d'Anatomie, Ecole de Médecine, Genève.
Weber, Maurice, Dr, Grandchamp-Areuse (Neuchâtel).
Welti, E., Mme, Dr, chemin des Voirons, Grange-Falquet, Genève.
Werder, O., Dr, Tannenstrasse 13, St. Gallen C.
Wettstein, E., Prof. Dr, Hadlaubstrasse 51, Zürich 6.
*Wiesmann, R., Dr, Firma Geigy, Basel.
Wildhaber, M.-A., Dr pharm., rue de l'Orangerie, Neuchâtel.
*Woker, Hanspeter, Dr, Falkenhöheweg 19, Bern.
1) *Zalokar, Marko, lic. sc., Station de Zool., 154, r. Malagnou, Genève.
Zehntner, L., Dr, Reigoldswil (Baselland).
*Zinkernagel, R., Dr, Sieglinweg 18, Riehen (Basel).

Les membres dont le nom est précédé d'un * ne font pas partie de la Société helvétique des Sciences naturelles.

Ceux dont le nom est précédé d'un 1) bénéficient de la demi-cotisation consentie aux jeunes zoologistes.

Prière de communiquer les changements d'adresse au Secrétaire général, M. le Dr E. DOTTRENS, Muséum d'Histoire naturelle, Genève.

Tome 51. Fascicule 1 (Nos 1-3) Février 1944.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

COMITÉ DE RÉDACTION

PIERRE REVILLIOD
Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

JEAN CARL
Sous-Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

ROGER DE LESSERT
Dr ès Sc.

GENÈVE
IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1944

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 51. En cours de publication.

Page

N° 1. W. Ochsé. Experimentelle und histologische Beiträge zur innern Metamorphose von *Sialis lutaria* L. Mit 20 Textabbildungen 1

N° 2. Dr. H. Güntert. Zur Morphogenese der vordersten Wirbelsäulepartie von *Torpedo ocellata* Rud. Mit 15 Abbildungen im Text 83

N° 3. H. Woker. Die Wirkung des Colchicins auf Furchungsmitosen und Entwicklungsleistungen des *Tubifex*-Eies. Mit Tafel 1, 26 Textabbildungen und 6 Tabellen 109

Prix de l'abonnement :

Suisse Fr. 50.— **Union postale Fr. 53.—**
(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*, Muséum d'Histoire naturelle, Genève

Tome 51. Fascicule 2 (Nos 4-10) Avril 1944.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

COMITÉ DE RÉDACTION

PIERRE REVILLIOD
Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

JEAN CARL
Sous-Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

ROGER DE LESSERT
Dr ès Sc.

GENÈVE
IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG
—
1944

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 51. En cours de publication.

		Pages
N° 1.	W. Ochsé. Experimentelle und histologische Beiträge zur innern Metamorphose von *Sialis lutaria* L. Mit 20 Textabbildungen	1
N° 2.	Dr. H. Güntert. Zur Morphogenese der vordersten Wirbelsäulepartie von *Torpedo ocellata* Rud. Mit 15 Abbildungen im Text	83
N° 3.	H. Woker. Die Wirkung des Colchicins auf Furchungsmitosen und Entwicklungsleistungen des *Tubifex*-Eies. Mit Tafel 1, 26 Textabbildungen und 6 Tabellen	109
N° 4.	E. Schenkel. Arachnoidea aus Timor und China aus den Sammlungen des Basler Museums. Mit 15 Textabbildungen	173
N° 5.	G. Burckhardt. *Keratella (Anuraea) serrulata* Ehrbg. Ein Beitrag zur Keratellen-Systematik. 3. Mitteilung über die Fauna spanischer Gebirgsseen. Mit 6 Textabbildungen	207
N° 6.	Hans A. Kreis. Beiträge zur Kenntnis parasitischer Nematoden. XI. Neue parasitische Nematoden. Mit 6 Textabbildungen	227
N° 7.	J. Carl. K. W. Verhoeffs System der Siphonophoriden, kritisch betrachtet. Mit 4 Textfiguren	253
N° 8.	Dr. P. A. Chappuis. Die Gattung *Mesoniscus* Carl (Crust. Isop.). Mit 10 Textfiguren	267
N° 9.	Emile André. Observations sur les Corégones. Avec 1 figure dans le texte	281
N° 10.	Hans Räber. Versuche zur Ermittlung des Beuteschemas an einem Hausmarder (*Martes foina*) und einem Iltis (*Putorius putorius*). Mit 5 Textabbildungen	293
N° 11.	F. E. Lehmann, Bern. Stoff, Struktur und Form in der Embryonalentwicklung der Tiere. Mit 2 Textabbildungen	333
N° 12.	H. Mislin, Zoologisches Institut Basel. Zum Problem der Herzautomatie bei *Helix pomatia* L. Mit 6 Textabbildungen	351

(Voir suite page 3 de la couverture)

Prix de l'abonnement :

Suisse Fr. 50.— **Union postale Fr. 53.—**
(en francs suisses)

Les demandes d'abonnement doivent être adressées à la rédaction de la *Revue Suisse de Zoologie*, Muséum d'Histoire naturelle, Genève

Pages

N° 13. Georges Dubois. Un nouveau genre de *Proterodiplostomidae (Trematoda)* et une nouvelle clé de détermination des Diplostomes de Crocodiliens et de Chéloniens. Avec 2 figures dans le texte 356

N° 14. Fritz Strauss, Bern. Die Bedeutung des placentaren Blutbeutels in vergleichender Betrachtung. Mit 1 Texttabelle 360

N° 15. Gian Töndury, Anatomisches Institut der Universität Zürich. Zum Feinbau des Chorionepithels der Schweineplacenta. Mit 2 Textabbildungen 369

N° 16. S. Rosin, Zoologisches Institut der Universität Bern. Über die orthogonale Struktur der Grenzlamelle der Cutis bei Amphibienlarven und ihre Verbreitung bei andern Chordaten. Mit 5 Textabbildungen 376

N° 17. J. Kälin und L. Knüsel. Über die Krallen der Crocodiliden. Mit 6 Textfiguren 382

N° 18. J. Kälin und L. Knüsel. Über die Lokomotion der Crocodiliden 389

N° 19. H. Gloor, Zool. Institut der Universität Zürich. Phänokopie einer Letalmutante (*crc*) von *Drosophila melanogaster*. Mit 3 Textabbildungen 394

N° 20. E. Heitz, Basel. Kleinere Beiträge zur Zellenlehre: II. und III. Über die Riesenkerne der Schnecken und Asseln. Der Bau des Spermienkopfes von *Goniodiscus rotundatus*. Mit 5 Textabbildungen 402

N° 21. R. Geigy und A. N. Aboim, Zoologisches Institut der Universität Basel. Gonadenentwicklung bei *Drosophila* nach frühembryonaler Ausschaltung der Geschlechtszellen. Mit 2 Textabbildungen 410

N° 22. E. Hadorn und H. Graber, Zool. Institut der Universität Zürich. Über einen *Drosophila*-Stamm mit veränderten Spermatheken. Mit 2 Textabbildungen und 1 Tabelle 418

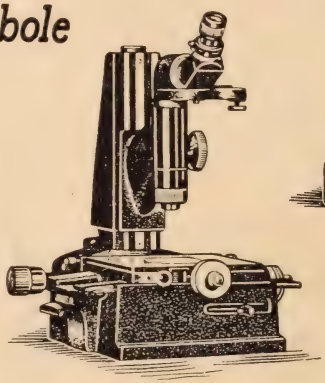
N° 23. Max Reiff, Zool. Institut der Universität Zürich. Fertilitätstypen bei Selektionsstämmen von *Drosophila melanogaster* und ihr Verhalten bei Kreuzungen. Mit 1 Textabbildung und 3 Tabellen 424

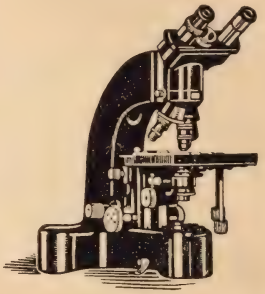
N° 24. M. Fischberg, Zool. Institut der Universität Zürich. Veränderungen der Chromosomenzahl bei *Triton alpestris* nach Kältebehandlung der Eier. Mit 1 Textabbildung 430

N° 25. Käthe Schäffer, Basel. Zur Diagnose der Eliminationssubstanz bei der Eireifung von Schmetterlingen *(Solenobia)*. (Vorläufige Mitteilung.) Mit 1 Textabbildung 437

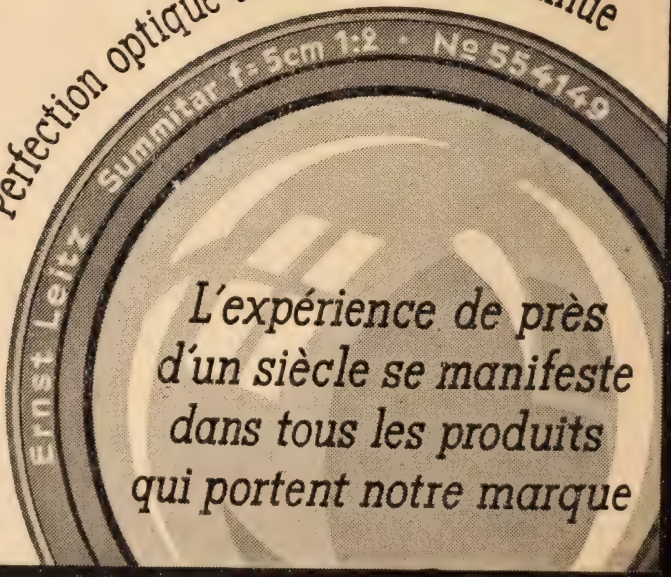
Leitz

Nom et symbole de





Perfection optique universellement connue



L'expérience de près d'un siècle se manifeste dans tous les produits qui portent notre marque

Ernst Leitz - Fabrique d'instruments d'optique

IMPRIMÉ EN SUISSE

Tome 51. Fascicule 4 (Nos 26-29) Décembre 1944.

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

PIERRE REVILLIOD
Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

AVEC LA COLLABORATION DE

GASTON MERMOD
Conservateur de zoologie et malacologie

ET

EMILE DOTTRENS
Assistant de zoologie
au Muséum d'Histoire naturelle de Genève.

GENÈVE
IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG
—
1944

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

Tome 51. En cours de publication.

Pages

N° 1. W. Ochsé. Experimentelle und histologische Beiträge zur innern Metamorphose von *Sialis lutaria* L. Mit 20 Textabbildungen 1

N° 2. H. Güntert. Zur Morphogenese der vordersten Wirbelsäulepartie von *Torpedo ocellata* Rud. Mit 15 Abbildungen im Text 83

N° 3. H. Woker. Die Wirkung des Colchicins auf Furchungsmitosen und Entwicklungsleistungen des *Tubifex*-Eies. Mit Tafel 1, 26 Textabbildungen und 6 Tabellen 109

N° 4. E. Schenkel. Arachnoidea aus Timor und China aus den Sammlungen des Basler Museums. Mit 15 Textabbildungen 173

N° 5. G. Burckhardt. *Keratella (Anuraea) serrulata* Ehrbg. Ein Beitrag zur Keratellen-Systematik. 3. Mitteilung über die Fauna spanischer Gebirgsseen. Mit 6 Textabbildungen 207

N° 6. Hans A. Kreis. Beiträge zur Kenntnis parasitischer Nematoden. XI. Neue parasitische Nematoden. Mit 6 Textabbildungen 227

N° 7. J. Carl. K. W. Verhoeffs System der Siphonophoriden, kritisch betrachtet. Mit 4 Textfiguren 253

N° 8. P. A. Chappuis. Die Gattung *Mesoniscus* Carl (Crust. Isop.). Mit 10 Textfiguren 267

N° 9. Emile André. Observations sur les Corégones. Avec 1 figure dans le texte 281

N° 10. Hans Räber. Versuche zur Ermittlung des Beuteschemas an einem Hausmarder (*Martes foina*) und einem Iltis (*Putorius putorius*). Mit 5 Textabbildungen 293

N° 11. F. E. Lehmann, Bern. Stoff, Struktur und Form in der Embryonalentwicklung der Tiere. Mit 2 Textabbildungen 333

N° 12. H. Mislin, Zoologisches Institut Basel. Zum Problem der Herzautomatie bei *Helix pomatia* L. Mit 6 Textabbildungen 351

N° 13. Georges Dubois. Un nouveau genre de *Proterodiplostomidae (Trematoda)* et une nouvelle clé de détermination des Diplostomes de Crocodiliens et de Chéloniens. Avec 2 figures dans le texte 356

N° 14. Fritz Strauss, Bern. Die Bedeutung des placentaren Blutbeutels in vergleichender Betrachtung. Mit 1 Texttabelle 360

N° 15. Gian Töndury, Anatomisches Institut der Universität Zürich. Zum Feinbau des Chorionepithels der Schweineplacenta. Mit 2 Textabbildungen 369

(Voir suite page 3 de la couverture)

Pages

N° 16. S. Rosin, Zoologisches Institut der Universität Bern. Über die orthogonale Struktur der Grenzlamelle der Cutis bei Amphibienlarven und ihre Verbreitung bei andern Chordaten. Mit 5 Textabbildungen 376

N° 17. J. Kälin und L. Knüsel. Über die Krallen der Crocodiliden. Mit 6 Textfiguren 382

N° 18. J. Kälin und L. Knüsel. Über die Lokomotion der Crocodiliden 389

N° 19. H. Gloor, Zool. Institut der Universität Zürich. Phänokopie einer Letalmutante (*crc*) von *Drosophila melanogaster*. Mit 3 Textabbildungen 394

N° 20. E. Heitz, Basel. Kleinere Beiträge zur Zellenlehre: II. und III. Über die Riesenkerne der Schnecken und Asseln. Der Bau des Spermienkopfes von *Goniodiscus rotundatus*. Mit 5 Textabbildungen 402

N° 21. R. Geigy und A. N. Aboim, Zoologisches Institut der Universität Basel. Gonadenentwicklung bei *Drosophila* nach frühembryonaler Ausschaltung der Geschlechtszellen. Mit 2 Textabbildungen 410

N° 22. E. Hadorn und H. Graber, Zool. Institut der Universität Zürich. Über einen *Drosophila*-Stamm mit veränderten Spermatheken. Mit 2 Textabbildungen und 1 Tabelle 418

N° 23. Max Reiff, Zool. Institut der Universität Zürich. Fertilitätstypen bei Selektionsstämmen von *Drosophila melanogaster* und ihr Verhalten bei Kreuzungen. Mit 1 Textabbildung und 3 Tabellen 424

N° 24. M. Fischberg, Zool. Institut der Universität Zürich. Veränderungen der Chromosomenzahl bei *Triton alpestris* nach Kältebehandlung der Eier. Mit 1 Textabbildung 430

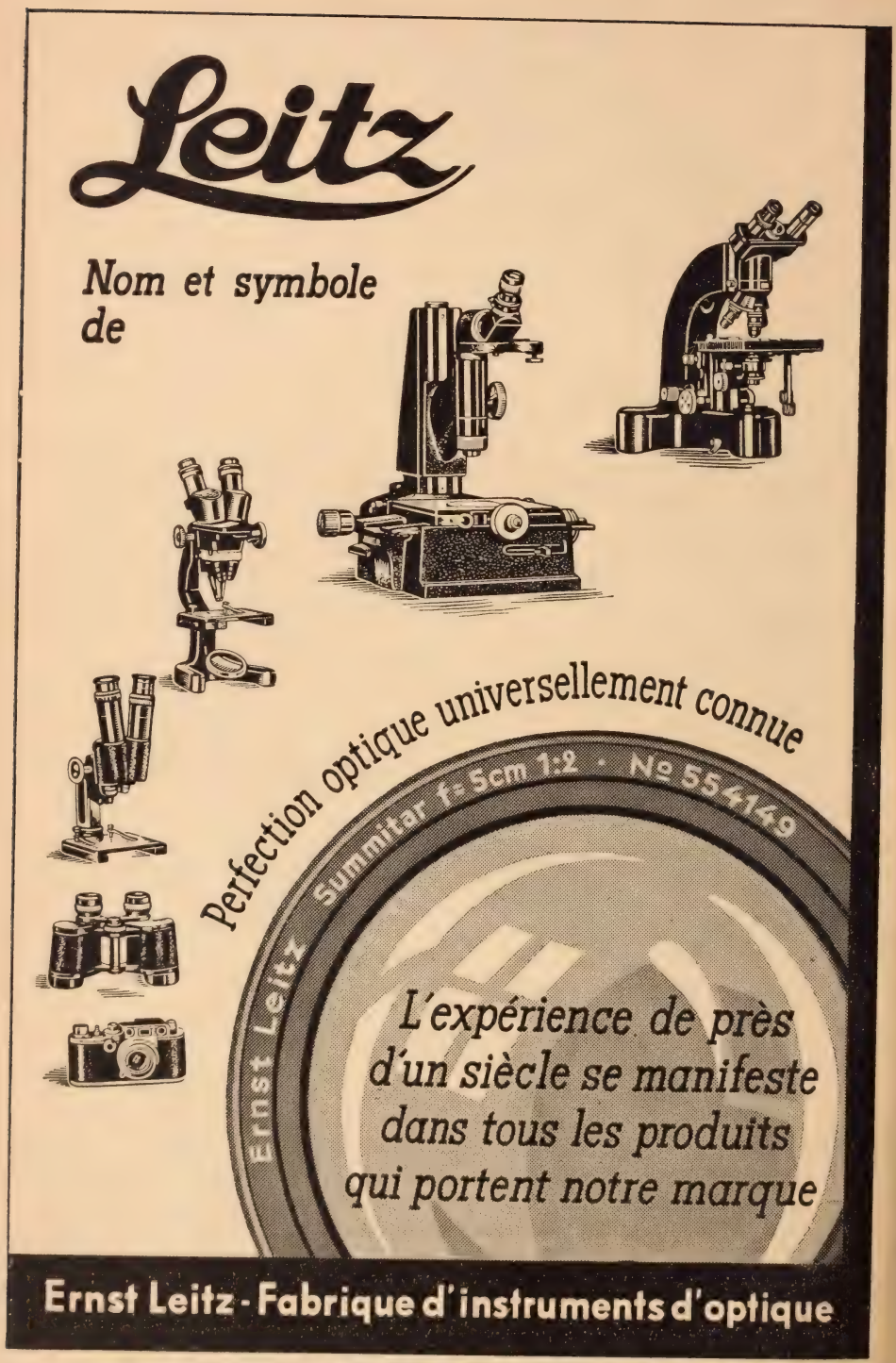
N° 25. Käthe Schäffer, Basel. Zur Diagnose der Eliminationssubstanz bei der Eireifung von Schmetterlingen *(Solenobia)*. (Vorläufige Mitteilung.) Mit 1 Textabbildung 437

N° 26. Marko Zalokar, Genève. Contribution à l'étude de la régénération du cristallin chez le *Triton*. Avec 38 figures et 12 tableaux dans le texte 443

N° 27. Adolf Faller. Der Einbau der Herznerven und Kranzgefässäste in die Faserstrukturen des Epicards. Mit 8 Abbildungen im Text 523

N° 28. Martin Lüscher, Basel. Experimentelle Untersuchungen über die larvale und die imaginale Determination im Ei der Kleidermotte (*Tineola biselliella* Hum.). Mit 126 Textabbildungen und 6 Tabellen 531

N° 29. Lothar Forcart, Naturhistorisches Museum Basel. Monographie der schweizerischen Vitrinidæ (*Moll. Pulm.*). Mit 11 Textfiguren und Tafel 2 629



IMPRIMÉ EN SUISSE

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE

ANNALES

DE LA

SOCIÉTÉ ZOOLOGIQUE SUISSE

ET DU

MUSÉUM D'HISTOIRE NATURELLE DE GENÈVE

FONDÉE PAR

MAURICE BEDOT

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

PIERRE REVILLIOD
Directeur du Muséum d'Histoire naturelle de Genève

AVEC LA COLLABORATION DE

GASTON MERMOD
Conservateur de zoologie et malacologie

ET

EMILE DOTTRENS
Assistant de zoologie
au Muséum d'Histoire naturelle de Genève

TOME 51

Avec 2 planches

GENÈVE
IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG
—
1944

Revue Suisse de Zoologie
Tome 51 1944 47-16

MAR 10 1952 P. Cahn
AUG 15 1955 Aug. 12, 1955, 6.
AUG 6 1956 Aug. 3, 1956, 6
JUN 24 1957 Br
APR 25 1960 Rocke
NOV 19 1973 Bec

AMNH LIBRARY
100163660